Evolution without Selection

Form and Function by Autoevolution

by
A. Lima-de-Faria

Institute of Molecular Cytogenetics,
University of Lund, Sweden

1988
Elsevier
Amsterdam. New York. Oxford

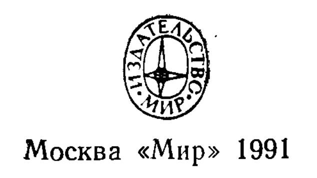
А. Лима-де-Фариа

Эволюция без отбора

Автоэволюция формы и функции

Перевод с английского
канд. биол. наук
Е. Б. Кофмана,
Н. О. Фоминой

под редакцией
академика АЕН РСФСР Л. И. Корочкина



Москва «Мир» 1991

ББК 28.0
Л58
УДК 573.2

Лима-де-Фариа А.

Л58 Эволюция без отбора: Автоэволюция формы и функции: Пер. с англ. — М.: Мир, 1991. — 455 с., ил.

ISBN 5-03-001929-4

В монографии известного шведского биолога изложен принципиально новый подход к проблеме эволюции живого. Используя материал, накопленный в биологии, физике элементарных частиц, химии и кристаллографии, автор критикует теорию естественного отбора и предлагает собственную концепцию сущности и движущих сил биологической эволюции.

Для биологов, физиков, философов, интересующихся проблемами эволюции.

Л $\frac{1903000000-007}{041(01)-92}$ 85—92 ББК 28.0

Редакция литературы по биологии

ISBN 5-03-001929 (русск.)
ISBN 0-444-80963-5 (англ.)

Предисловие к русскому изданию

Уже из названия книги следует, что автор предлагает новый подход к проблеме эволюции живых организмов. Новизна его подхода состоит в том, что эволюция рассматривается как нечто общее, присущее материи в целом, а не только ее биологической форме. В современной физике предполагается, что множество элементарных форм и функций материи ограничено, а новые формы и функции появляются лишь в результате комбинаций и превращений базисных форм и функций. По мнению автора книги, биологическая эволюция, в свою очередь, есть канализированное продолжение эволюции физического мира, суть которой состоит в комбинировании и наложении друг на друга (суперпозиции) ограниченного числа исходных форм и функций. Появление новых форм (видов) обусловлено внутренней нестабильностью, повышающей частоту перебора возможных вариантов. При этом новые варианты «отбираются» (автор протестует против этого термина) по законам внутренней симметрии и под давлением окружающей среды. Эволюция же направлена на стабилизацию получающихся вариантов.

Для иллюстрации своих положений и выводов автор привлекает огромный фактический материал чуть ли не из всех областей естествознания. Иллюстрации прекрасно выполнены и представляют большой самостоятельный интерес. Главная же ценность книги состоит в необычности подхода к биологической эволюции, стимулирующего воображение и бросающего интеллектуальный вызов читателю, заставляя его оспаривать положения, выдвигаемые автором.

Книгу с интересом прочтут как сторонники, так и противники дарвинизма, биологи и физики, ученые и студенты — словом все, кто интересуется проблемами эволюции.

Академик А. С. Спирин

Предисловие автора к русскому изданию

Издательство «Мир» любезно предложило мне написать предисловие к русскому изданию моей книги. Я хочу воспользоваться этой возможностью для того, чтобы засвидетельствовать свое уважение многим советским коллегам, работы которых я очень высоко ценю.

В 1859 г., когда вышел основополагающий труд Дарвина «Происхождение видов», он был встречен не только аплодисментами, но и жестокой критикой. Критика исходила от тех, кто сразу понял, что отбор не может быть подлинным механизмом эволюции, а аплодисменты — от тех, кто считал, что необходимо покончить с мистицизмом и витализмом, окутывавшими биологические науки. Следует, однако, упомянуть о трех факторах, побуждавших к защите дарвинизма: 1) никакой альтернативы этой теории в то время не было, она появилась лишь недавно; 2) эмпирический и рациональный подход, свойственный дарвинизму, оказался чрезвычайно плодотворным; 3) он превосходно соответствовал идеалам викторианской эпохи и продолжает соответствовать ценностям нашего общества, пропитанного духом соперничества.

В России, находившейся на переднем крае гуманистических идей, положение вещей было несколько иным. Так, П. А. Кропоткин не мог согласиться с тем, что выживание животных зависит от одной только конкуренции. Он решил исследовать, что происходит в природе на самом деле, и обнаружил бесчисленные примеры сотрудничества между животными. Результатом этих исследований стала книга «Взаимопомощь» (1902 г.). Это чрезвычайно оригинальная биологическая работа, которую никогда или очень редко цитируют в англоязычной литературе, поскольку она не укладывается в рамки дарвиновской теории. Недавние исследования поведения животных подтвердили наблюдения Кропоткина и выявили принципы сотрудничества у животных.

Другим событием, оказавшим большое влияние на русскую биологическую мысль, была работа Д. И. Менделеева (1871 г.),

приведшая к созданию периодической системы элементов. Там, где другие химики видели только случайность и неупорядоченность, Менделеев сумел выявить жесткую структурную упорядоченность уже на химическом уровне. В дальнейшем это привело А. И. Опарина (1924 г.) к гипотезе химического происхождения жизни, перекинувшей мост между химическим и биологическим уровнями. Работа Менделеева оказала влияние и на исследования Н. И. Вавилова (1922 г.), занимавшегося изучением изменчивости дикорастущих и культурных растений. Вавилов установил, что эволюция разных видов и даже разных семейств растений следует параллельными путями, что свидетельствует об упорядоченности данного процесса. Он указал, что упорядоченность эта не очень отличается от той, которая наблюдается на уровне химических веществ и минералов.

Совершенно иных взглядов придерживался И. И. Шмальгаузен (1949 г.). Его исследования проходили в направлении, преобладавшем в тот период — период становления неодарвинизма. Шмальгаузен, а также Дж. Гексли, Э. Майр и Т. Добржанский внесли ценный вклад в науку, осветив многие аспекты эволюционного процесса, однако ни один из них не коснулся механизма возникновения и канализации эволюции.

Итак, в Советском Союзе сложилось два независимых направления эволюционных исследований. В основе одного из них лежало представление об упорядоченности, а другое исходило из допущения неупорядоченности.

Как мне кажется, именно по этой причине книга «Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции» переводится на русский язык раньше, чем на другие языки. Это позволяет мне также надеяться на плодотворный обмен идеями с моими уважаемыми советскими коллегами.

Лунд, Швеция
30 мая 1990 г.

А. Лима-де-Фариа

Введение

«Неодарвинисты твердо уверены, что результаты, полученные на внутривидовом уровне, можно просто переносить на эволюцию в целом. Это означает, что возникновение разнообразия, обусловленное отбором небольших мутационных отклонений и их накоплением, постепенно создает виды из подвидов, роды — из видов и так вплоть до типов. Я неоднократно обсуждал это заключение и пытался показать многочисленные трудности, с которыми оно сталкивается»... «Возможно, что когда-нибудь все это получит объективную оценку и что одновременно будет критически рассмотрена неспособность неодарвинизма объяснить эволюцию на уровнях, выше смешанных скрещивающихся между собой популяций».

R. B. Goldschmidt, 1955. Theoretical Genetics.

«В общем и целом эволюция остается не менее загадочной, чем она была до создания Дарвином своей теории. Естественным отбором можно объяснить лишь небольшую часть того, что происходит; основная масса событий не получила объяснения»... «Дарвинизм — не столько теория, сколько один из разделов какой-то теории, которую еще предстоит сформулировать»... «Очевидно, необходимо создать гораздо более общую теорию, чтобы можно было дать последовательное описание процесса эволюции, охватывающее принципы организации, находящиеся за пределами генетического контроля».

G. R. Taylor, 1983. The Great Evolution Mystery.

«Вплоть до нескольких последних лет «синтетическая» или «неодарвинистская» теория эволюции практически оставалась незыблемой основой нашего понимания органического мира. Были, конечно, ученые, несогласные с мнением большинства биологов, но они обладали очень незначительным влиянием. Почти все исследования процесса эволюции были направлены на изучение действия естественного отбора и рассматривались как подтверждающие эту теорию. Сегодня, однако, складыва-

ется совершенно иная картина. Все больше и больше исследователей проявляют признаки неудовлетворенности синтетической теорией».

M. W. Ho, P. T. Saunders, 1984. Beyond neo-Darvinism.

«Вы верите в Бога, играющего в кости, а я — в совершенные законы мира вещей, существующих как реальные объекты»...

A. Einstein, 1959. Albert Einstein: Philosopher-Scientist, ed. E. A. Schilpp.

«Клетка и ткань, раковина и кость, лист и цветок — все это некие части материи, а составляющие их частицы перемещались, изменяли форму и притирались друг к другу в соответствии с законами физики».

D'Arcy W. Thompson, 1917. On Growth and Form.

«Механизм, вынуждающий придерживаться идентичных структур, несмотря на сильнейшие вариации и изменения функций, не получил каузального объяснения».

R. Riedl, 1978. Order in Living Organisms.

Дарвинизм и неодарвинизм играют важную роль в развитии биологии. Большая заслуга дарвинизма заключалась в том, что, подчеркивая роль прагматического и экспериментального подхода, он вытеснил мистицизм и витализм, окутывавшие биологию. Значительный вклад неодарвинизма состоит в стимулировании более строгого анализа видов растений и животных и изучения природных популяций. Неодарвинизм способствовал также развитию классической генетики, указывая на важность изучения мутационного процесса. В результате всего этого на протяжении последних ста лет был накоплен большой объем знаний, и процесс этот продолжается до сих пор.

Дарвинизм и неодарвинизм превалируют среди существующих интерпретаций эволюции. Обе теории несомненно способствовали лучшему пониманию многих проблем, связанных с этим явлением, однако, как это ни покажется странным, ни та, ни другая не сумели объяснить механизм эволюции. В наши дни, как и во времена Дарвина, истинный механизм эволюционного процесса еще ожидает объяснения.

С самого начала следует внести ясность: если мы серьезно стремимся понять механизм эволюции, слово «отбор» должно быть исключено из биологического словаря.

Всем известно, что отбор существует, и большинство считают его механизмом эволюции. Как же в таком случае можно написать книгу об «эволюции без отбора»? Объясняется это

просто: отбор несомненно существует, однако он не имеет никакого отношения к эволюции. Кроме того, взгляды, которых придерживается большинство людей, вовсе не обязательно обоснованы с научной точки зрения. Наука движется вперед, вбирая в себя новые результаты, а эти последние заставляют укоренившиеся концепции уступить свое место новым или уйти в историю.

Отбор должен быть изгнан из биологии по двум причинам: 1) отбор — это система выбора, а не материальный компонент живого организма или часть материи; 2) это абстрактная концепция, отвлекающая от чисто физико-химического анализа взаимодействий между организмами.

Проблема решается столь же просто, как проблема колумбова яйца. Во-первых, отбор нельзя измерить в строго определенных единицах, таких, как, например, миллиметры, его нельзя налить в какой-нибудь сосуд или взвесить на весах, как кислород или медь. Как таковой он не входит в число физических компонентов живых организмов. По этой причине он никак не может быть механизмом эволюции, поскольку в основе любого механизма должны лежать реальные компоненты, являющиеся составной частью организма. Во-вторых, отбор не может дать никаких сведений об основном механизме эволюции, так как он имеет дело лишь с конечным аспектом этого явления, т. е. действует на уровне клеток и организмов, а не на первичной стадии возникновения элементарных частиц, послуживших изначальным источником эволюции. В-третьих, тот факт, что в природе происходит дифференциальное размножение и дифференциальная гибель, еще не означает, что они служат механизмом эволюции или имеют первостепенное значение в этом плане.

Отбор — это запутанный клубок концепций. Это, в сущности, слово, используемое для того, чтобы скрыть недостаточность знаний о физико-химических процессах, участвующих в биологической эволюции.

Поскольку отбор — всего лишь абстрактное описание абстрактных ситуаций, его можно наделять любыми свойствами, хотя это может приводить к противоречиям. Поэтому он остается опиумом для биологов на протяжении более чем 100 лет. «Вездесущая роль естественного отбора в формировании всех и всяческих признаков организмов может быть с полным правом названа центральной догмой эволюционной биологии» (Wilson, 1980).

Случайность — другая концепция, постоянно используемая неодарвинистами для прикрытия невежества. Каждое биологическое явление, подвергнутое тщательному анализу, оказывается упорядоченным, в том числе и мутационный процесс. Су-

ществование в Природе случайности вызывает сомнения и у физиков.

Механизм эволюции в настоящее время неизвестен по следующим причинам.

1. Дарвинизм и неодарвинизм «приступают к делу» не с того конца, т. е. начинают с конечных продуктов эволюции. Главными объектами их исследования служат «Происхождение видов» и динамика популяций. Однако механизм того или иного явления можно выявить лишь изучая его первичные причины.

2. Ген и хромосома считаются всемогущими. В основе всех интерпретаций биологической эволюции и развития лежит ген. Между тем ген появился на довольно поздней стадии эволюции и, как таковой, не может помочь выявлению ее главных законов.

3. Изучение неорганического происхождения жизни, известное под названием «молекулярной эволюции» и столь успешно ведущееся биохимиками, вошло в неодарвинизм лишь постольку, поскольку оно помогает объяснить возникновение нуклеиновых кислот и белков, т. е. двух главных составных частей генов и их продуктов.

4. Эволюцией элементарных частиц, химических элементов и минералов пренебрегают.

5. Считается, что все формы и функции возникли ниоткуда. По мнению неодарвинистов, биологическая форма, равно как и биологическая функция, не имеет предшественников и появилась сразу, как результат одних лишь свойств генов.

6. Элементарные частицы и возникающие на их основе физические феномены, такие, как электричество или гравитация, выводятся за пределы эволюции. Минералам также не отводится места в эволюционных исследованиях. Считается, что, поскольку у этих веществ нет генов, они не имеют никакого отношения к биологической эволюции.

7. Хотя признается, что живые организмы, от бактерий до человека, имеют общее происхождение, физико-химические процессы, обусловливающие их трансформации, еще не установлены. Полагают, что близкородственные организмы обладают гомологичными структурами, однако если такая же базовая форма или функция встречается у более простого организма или у минерала, то это рассматривается либо как аналогия, либо как случайность. Вопрос о том, как именно происходят эти трансформации, попросту отметается, поскольку принято считать, что у простых организмов гены иные, а у неорганических веществ их нет вовсе.

8. Отбором и случайностью «объясняют» любую проблему, не имеющую объяснения.

9. При таком подходе получается лишь некая примитивная

картина. Законов, в которых в строгих математических терминах были бы сформулированы взаимоотношения между организмами в процессе эволюции или определялись механизмы, участвующие в их трансформации, не существует. Вследствие этого в эволюции невозможны какие бы то ни было предсказания. Никто не может предсказать, какой вид возникнет от *Homo sapiens* или от любого другого животного или растения.

10. Быстрое развитие молекулярной биологии, ежедневно выдающей новые результаты, которые должны вплетаться в общепризнанную доктрину, создает невероятную путаницу: почти каждый год с легкостью придумываются «особые формы отбора» и «новые теории» эволюции.

Здесь следует ясно представить себе, что если требовать от биологической теории такие же строгие математические формулировки и способность к предсказаниям, какими обладают настоящие теории в химии или физике, то вывод неизбежен: эволюционной теории никогда не существовало. То, что называлось теорией, было лишь рядом интерпретаций, дающих ценную информацию, но не более того, поскольку они сталкивались с биологическими явлениями, о которых практически ничего не известно. Ни Ламарк, ни Дарвин никогда не называли свои труды «теориями». Этот ярлык им приклеили биологи, никогда не доходившие в изучении эволюции до таких глубин, как Ламарк и Дарвин.

За последнее время делается много попыток компромисса с неодарвинизмом. Но, по-моему, компромисс с дарвинизмом или неодарвинизмом неуместен.

Недостаточно, однако, критиковать неодарвинизм, как это делали многие в прошлом. Вытеснить эту «теорию» можно только в том случае, если предложить альтернативу, построенную к тому же на совершенно других основах, так как иначе она не сможет одолеть столь прочно укоренившуюся доктрину.

Только отправляясь от начального источника эволюционного процесса, можно надеяться понять его течение и его законы. Именно это я и пытаюсь сделать в настоящей работе. Совершенно очевидно, что я излагаю здесь не новую теорию эволюции, а лишь иной подход, однако этот подход отличается от общепринятой точки зрения.

До тех пор, пока в 1809 г. Ламарк не разрушил библейскую легенду, считалось, что живые организмы неизменяемы и не связаны родством, что между ними нет ни исторических, ни биологических связей. Каких-нибудь двадцать лет назад аналогичная ситуация преобладала в физике. Элементарные частицы считались неизменяемыми и неродственными между собой. У них не было предков; иными словами, они не претерпевали эволюции. Недавно положение в корне изменилось: было уста-

новлено, что протон нестабилен и может распадаться. Более того, показано, что протоны и нейтроны, как и другие элементарные частицы, состоят из кварков. Эволюция — это процесс, происходящий уже на самом низшем уровне организации материи. Как мы увидим, химические элементы, составляющие периодическую таблицу, равно как и минералы, также претерпели особое и автономное эволюционное развитие.

Биологическая эволюция существует по той простой причине, что ее нельзя было избежать. Протон, нейтрино и бозон на заре формирования Вселенной обладали качествами, которые делали последующую эволюцию растений и животных неизбежной. Кроме того, что самое важное, эта биологическая эволюция возникла, накрепко опутанная правилами и принципами, направляющими исходную организацию энергии и материи, и, как таковая, может следовать лишь по узким путям развития, заданным этими изначальными ограничениями и канализацией. Биологическая форма и биологическая функция — продукты, отлитые в тех же изложницах, в которых отливались форма и функции, уже имеющиеся у кварков и лептонов или у любой другой из элементарных частиц.

Некоторые коллеги могут счесть эту книгу слишком вызывающей. Это не входило в мои намерения. Однако такие обвинения выдвигают против любого подхода, радикально отклоняющегося от общепринятых представлений. История науки полна таких примеров.

Должен признаться, что мне понадобилось очень много времени (более 40 лет), чтобы понять, в чем ошибки общепризнанных взглядов на эволюцию. Нет ничего труднее, чем отказ от концепций, всосанных с молоком матери. Неодарвинизм мы постигали в юном возрасте, и его вколачивали нам в головы как непреложную истину. Психологи хорошо знают, как трудно отказаться от таких рано приобретенных представлений или даже изменить их. Поэтому я ожидаю оппозиции со стороны если не всех, то очень многих коллег. Дарвин рассказывает в своей автобиографии, что выход в свет его «Происхождения видов» и одновременная публикация статьи Уоллеса о естественном отборе вызвали резкую критику. Одним из критиков был «профессор Хоутон из Дублина, провозгласивший, что все новое в этих работах неверно, а все верное старо» (Darwin F., 1929). Это утверждение не вполне оригинально; оно использовалось и прежде. Не раз и не два любой радикально новый подход, возникший в науке, приветствовали таким же образом. Авторы подобной критики, однако, частично правы. Совершенно новых идей не существует, равно как не существует идей, охватывающих то или иное явление во всей его полноте. Каждое поколение добавляет лишь один кирпичик к громадному

зданию науки. Каждое новое открытие, каждая новая идея позволяют лишь приблизиться к истине, но не постигнуть ее до конца. Поэтому всегда существует некоторый элемент неопределенности, превращающийся в умах людей, не очень хорошо знакомых с научным методом, в то, что они называют ошибкой.

Некоторые мысли, изложенные в этой книге, созвучны взглядам Пастера, Гёте или Аристотеля. Необходимо также указать, что гомологичность форм и функций животных, растений и минералов, которую я демонстрирую на страницах книги, многим может показаться странной, поскольку такие представления очень далеки от хода их мыслей. Сходство между минералами, растениями и животными обычно считают случайным или в лучшем случае — указанием на какие-то неясные аналогии. Представлять их теперь как различные степени гомологичности многим покажется преждевременным, потому что раньше никто не пытался собрать воедино данные по эволюции минералов и живых организмов и изложить их под единым углом зрения.

Эта книга представляет собой, в сущности, продолжение «Молекулярной эволюции и организации хромосомы» (Lima-de-Faria, 1983). Именно эволюция хромосомы привела меня к мысли, что ее роль в этом процессе гораздо менее значительна, чем приписываем ей мы, генетики. Это заставило заняться изучением структур, предшествовавших гену и хромосоме. Пришлось изучить не только происхождение нуклеиновых кислот и белков, а затем клетки, но и пойти гораздо дальше. Для того чтобы представить биологическую эволюцию в ее естественном контексте, просто необходимо вернуться назад, к эволюции неорганических веществ и самой материи.

Мы еще далеки от понимания истоков биологической эволюции и проникновения в ее механизм. Придется приложить огромные усилия, прежде чем удастся разрешить эти проблемы. Но настанет день, когда цепь событий, ведущих к появлению формы и функции на всех уровнях эволюции, будет выявлена, и законы, управляющие их превращениями, будут точно сформулированы. Тогда мы получим возможность воссоздавать биологическую эволюцию в лаборатории, и молекулярная биология достигнет статуса точной науки.

Благодарности

Я хочу выразить благодарность Gunilla Cöster, Margaret Isaksson и кандидату медицины Johan Essen-Möller за безукоризненную секретарскую работу. Я благодарен также миссис Hanne Bjerknes Lima-de-Faria, прочитавшей рукопись в одном из первых вариантов. Двадцатилетнее сотрудничество с издательствами North-Holland и Elsevier доставляет мне большое удовольствие. Я глубоко ценю редакторскую работу м-ра Daniel Boyd над рукописью.

Ряд иллюстраций, схем и таблиц, помещенных в книгу, заимствован из других публикаций. Во всех случаях в подписях или в соответствующем разделе текста даны ссылки на оригинальные работы. Полные названия этих работ можно найти в библиографии в конце книги. Благодарю всех тех, кто дал мне разрешение на воспроизведение этих материалов.

Почтовый адрес автора:
Professor Dr. A. Lima-de-Faria
Institute of Molecular Cytogenetics
University of Lund
Tornavägen 13
S-223 63 Lund
Sweden

Составление рисунков, иллюстрирующих изомерные и изофункциональные гомологии

Было составлено свыше 60 рисунков для сопоставления структуры и функций минералов и живых организмов. В каждом из них представлены структуры, принадлежащие одному растению, одному беспозвоночному, одному позвоночному и одному минералу. В нескольких случаях вместо минерала помещена какая-либо физическая или молекулярная структура.

Рисунки составлены следующим образом.

1. Было просмотрено более 40 000 иллюстраций, главным образом из руководств и монографий по биохимии, вирусоло-

гии, минералогии, эмбриологии, биологии клетки, палеонтологии, ботаиике, зоологии и другим дисциплинам.

2. Было отобрано свыше 1000 иллюстраций, с которых были сделаны фотокопии; к каждой была приложена бнблиографическая справка.

3. Затем фотокопии были рассортированы в соответствии с гомологичностью объекта как по форме, так и по функции, независимо от того, к какой группе организмов или минералов они относятся.

4. Фотокопии были просмотрены во второй и третий раз, с тем чтобы выбрать наиболее ярко выраженные гомологии.

5. Каждая оригинальная иллюстрация была затем сфотографирована непосредственно из первоисточника и из полученных фотографий составлены рисунки, приведенные в этой книге.

Часть I

Механизм эволюции неизвестен

Глава 1

Неодарвинизм препятствует обнаружению механизма эволюции

Существование эволюции твердо установлено, однако ее механизм остается неизвестным

Необходимость отличать само явление эволюции от ее механизма очевидна. Очень немногие биологические явления установлены так твердо, как эволюционный процесс, но мало среди них таких, которые были бы изучены так плохо. Доказать существование эволюции помогали почти все биологические дисциплины. Начало положило обнаружение палеонтологической летописи, а затем сбор доказательств продолжался вплоть до современных исследований по гибридизации ДНК, выделенных из неродственных организмов (Sibley, Ahlquist, 1986; Arnason, Widegren, 1986; Lima-de-Faria, 1986; Nagl, 1986). Однако продемонстрировать существование эволюции еще не означает доказать, что в основе ее механизма лежит отбор.

Недавно было решено составить карты ДНК всего генома человека и других видов (Roberts, 1988). Предполагается, что это займет 10—15 лет. Таким образом удастся получить детальную информацию о структурных и регуляторных ДНК, что позволит гораздо лучше понять эволюцию ДНК, которая в настоящее время остается неясной.

Три мифа науки: флогистон в химии, эфир в физике и отбор в биологии

Всякий раз, когда наука открывает какое-либо новое явление, начинаются активные поиски его объяснения. Характерная черта науки — стремление логически истолковать каждое данное событие. Трудность состоит в том, что соответствие между интерпретацией и явлением зависит от количества накопленных на данный момент знаний. Чем менее разработана та или иная область исследований, тем выше риск, что предложенная интерпретация лишь прикрывает непонимание механизмов изучаемого явления. Но в этом кроется и сила научного метода, т. е. необходимость на любой стадии предложить то или иное истолкование, как бы мало оно ни освещало механизм данного явления. Подобный метод уже сам по себе служит признанием

существования явления, а большое его достоинство состоит в том, что последующие поколения вынуждены проверить его и выявить его недостатки или принципиальные ошибки. Дело в том, что неудачная идея может быть заменена, тогда как отсутствие идеи бесплодно.

Известны три крупных идеи — одна в химии (теория флогистона), другая в физике (эфир) и третья в биологии (отбор),— господствовавшие в науке свыше 100 лет. Ни одна из них не представляла собой настоящее объяснение, это были лишь первые попытки подойти к новой проблеме. В таком случае возникает вопрос, почему эти идеи оказались так долговечны и почему их так трудно было искоренить? По мнению большинства людей — просто потому, что это были хорошие объяснения. Это, однако, не всегда верно; сохранение этих идей обусловлено тем, что явления, которые они «объясняли», были важны сами по себе, и тем, что в течение долгого времени не находилось лучших объяснений. Именно значение самого явления, а не предложенное объяснение, заставляло людей защищать его любой ценой. Никто не оставит явление первостепенной важности, не дав ему какого-либо логического истолкования. Такими явлениями были:

1) *горение* — процесс, сопровождающийся возникновением огня; он находился в центре внимания химии XVIII в.;

2) *распространение света* между небесными телами, владевшее умами физиков в XIX в.;

3) *превращение видов* — процесс, названный позднее эволюцией,— центральная проблема XIX в.

Для объяснения этих явлений было создано три абстракции. Чтобы объяснить процесс горения, придумали некую субстанцию, названную *флогистоном*. Полагали, что при горении вещество теряет эту гипотетическую субстанцию.

Для объяснения распространения света был придуман *эфир* — среда, обеспечивающая распространение света и заполняющая вакуум, который, как считалось, существует между планетами и звездами.

Для объяснения эволюции видов придумали *отбор*. Этот процесс, заимствованный из социологии, представлял собой абстрактное взаимодействие между организмом и средой, которое не могло быть определено в физико-химических терминах.

Почему первые две концепции были изъяты из науки и отправлены на полку как исторические курьезы? Сформулировать в строгих физико-химических и математических терминах взаимозависимости между различными компонентами удалось прежде всего в результате более глубокого анализа.

На протяжении более чем 100 лет большинство химиков признавали правильной интерпретацией «теорию флогистона»,

разработанную немецким химиком Георгом Сталем (George Stahl, 1660—1734). Он был Дарвином химии того времени. Никто или лишь очень немногие осмеливались подвергнуть сомнению его точку зрения, до тех пор пока Антуан Лавуазье (Antoine Lavoisier, 1743—1794), который в своих экспериментах по горению точно взвешивал все компоненты реакции, неопровержимо доказал, что в горении участвует кислород, а никакого флогистона попросту не существует.

Многие годы большинство физиков признавало существование эфира, который описывали как жидкость или как твердое тело (Lodge, 1883). Концепция эфира была отвергнута после создания Максвеллом электромагнитной теории света, а позднее — фотонной теории Эйнштейном. Оказалось, что эфира, который наделяли столь многими свойствами, не существует. Ему были посвящены целые трактаты, но как только была четко сформулирована физическая теория света, эфир был отставлен.

Большинство биологов уже более ста лет признает существование отбора как механизма эволюции.

Сегодня, как и во времена Дарвина, отбор мыслится как чисто абстрактный процесс и в качестве такового используется для непосредственного объяснения любого явления, о котором нет физико-химических данных. Однако времена абстракции в биологии прошли.

Такие термины, как «отбор», могут быть отброшены, поскольку они ничего не говорят нам о точных зависимостях, которые следует описывать в чисто химических и физических терминах.

И флогистон, и эфир, и отбор принадлежат истории науки. Они относятся к тем периодам развития соответствующих ее областей, когда прилагались огромные усилия для решения ключевых проблем. Они были придуманы ввиду отсутствия в те времена иных объяснений для явлений, значение которых было так велико, что их необходимо было объяснить имеющимися способами.

Основополагающие законы, приведшие к созданию химических теорий

Основополагающих законов эволюции, к сожалению, не существует, однако такие законы есть в химии (Martinet, 1934; Pauling, 1947) и в физике. Почему эти законы называют основополагающими? Потому что они удовлетворяют ряду условий: 1) они выражают зависимости, описываемые уравнениями, которые поддаются проверке; 2) они позволяют делать предсказания, которые можно проверить экспериментально; 3) эти

предсказания проверяются на физико-химическом уровне и продолжают давать результаты, согласующиеся с постулатами теорий, основанных на соответствующих законах.

В химии известно по крайней мере пять основополагающих законов. Я коснусь только трех из них.

1. *Закон сохранения материи Лавуазье.* Атом каждого типа характеризуется определенной массой, которая не изменяется. Закон гласит, что масса данного соединения равна сумме масс его компонентов. Сегодня этот закон выглядит трюизмом, однако он был сформулирован лишь 200 лет назад. Закон Лавуазье иногда формулируют в более общем виде: «В Природе ничто не создается заново и ничто не исчезает; возможно лишь превращение материи».

2. *Закон постоянства состава Пруста.* Данная молекула всегда состоит из вполне определенного числа атомов каждого типа. Эти компоненты всегда соединяются в одних и тех же пропорциях, образуя определенное соединение.

3. *Закон Дальтона, или закон кратных отношений.* Весовые отношения элементов, образующих химические соединения, выражаются простыми целыми числами. Этот закон лежит в основе атомной теории, которая в дальнейшем подтвердилась многочисленными экспериментами в химии и физике.

Именно благодаря этим законам химия смогла стать точной наукой. Все установленные зависимости просты и поэтому могут быть выражены в виде химических формул и химических уравнений. Количественные зависимости дают возможность предсказывать результаты того или иного химического эксперимента и результаты даже тех экспериментов, которые никогда прежде не проводились.

Основополагающие законы, приведшие к созданию физических теорий

Физические законы весьма многочисленны. Подобно химическим законам, они формулируют на количественной основе зависимости, которые могут быть представлены в математическом виде и как таковые позволяют предсказывать различные явления. Предсказание может носить детерминированный или вероятностный характер, но оно всегда должно оставаться в строго определенных границах.

Мы приведем всего несколько законов, начав с закона всемирного тяготения Ньютона, упомянем об уравнениях Максвелла, описывающих свойства электромагнитного поля, и, наконец, сошлемся на закон Эйнштейна, связывающий массу и энергию. Последний описывается простым уравнением, содержащим всего три параметра, один из которых — постоянная ве-

личина ($E=mc^2$, где E — энергия, m — масса, а c — скорость света).

На основе таких законов было сделано много предсказаний. Я приведу лишь один пример, относящийся к атомной теории. Дирак предсказал существование частицы, имеющей такую же массу, как электрон, но противоположный электрический заряд. А в 1932 г. ученик Милликена Андерсон открыл позитрон, или, как его тогда называли, положительный электрон (Segré, 1976). Это был впечатляющий пример возможности предсказаний в физике. Он показал, что атомная теория не просто абстрактная гипотеза, но твердо обоснованная интерпретация явлений, происходящих в природе.

Теории эволюции никогда не было

Ламаркизм, дарвинизм и неодарвинизм нельзя считать эволюционными теориями. Это были ценные рабочие гипотезы. Различие между теорией и гипотезой не сводится к терминологии или академическим упражнениям. Оно лежит в основе нашей неспособности понять суть эволюционного процесса и управлять им. Всякая биологическая теория должна удовлетворять таким же критериям, как химическая или физическая теория; в противном случае биология не может считаться точной наукой. Это следующие критерии. 1. Теория должна быть основана на большом числе наблюдений и экспериментов, которые укладываются в последовательную связную доктрину и позволяют сформулировать математические закономерности. Принятые эволюционные «теории» не породили ни одного закона, который мог бы управлять эволюционным процессом в целом. 2. Теория должна быть способна к предсказаниям. Неодарвинизм не может предсказать, какой вид произойдет от того или другого организма. 3. Теория должна обладать способностью предлагать эксперименты для проверки ее адекватности. Открытия, что некоторые бактерии гибнут в различных химических условиях и что львы поедают зебр — ценные эксперименты и наблюдения, но они не разъясняют основной механизм эволюции.

Вывод неизбежен: теории эволюции никогда не существовало.

В физике, химии или биохимии отбора нет

Я внимательно просмотрел самые известные учебники физики, химии и биохимии, но ни в одном из них я не нашел слова «отбор» — его нет ни в глоссариях, ни в предметных указателях. Причина очевидна: это слово свершенно чуждо точным

наукам. Всякий, кто вздумает утверждать, что притяжение электронов протонами обусловлено отбором или что в основе реакции серной кислоты с цинком лежит отбор, не может рассчитывать на серьезное к себе отношение. Точно так же такие макромолекулы, как ферменты или нуклеиновые кислоты, вступая в реакции друг с другом, подчиняются не отбору, а законам физики и химии.

Молекулярная биология твердо установила, что процессы, протекающие в клетках и хромосомах, сводятся к физико-химическим явлениям. А в таком случае отбор — концепция, чуждая химическим процессам, участвующим в формировании хромосом и клеток. Только виталисты и мистики могут отрицать, что биологические явления нельзя свести к законам физики и химии. Использование отбора на молекулярном уровне равносильно введению в науку элемента мистицизма. Там, где можно продемонстрировать наличие физико-химических процессов, отбору нет места.

Обычно утверждают, что при воспроизведении клеток отбор неизбежен и оказывается эффективным. Между тем, как станет ясно из дальнейших глав, молекулярные системы хромосом и другие клеточные органеллы по большей части были созданы задолго до того, как клетка приобрела соответствующую организацию и начала размножаться, причем эти системы развивались по совершенно определенным каналам, направляемые какими-то уже существовавшими к тому времени отдельными процессами эволюции. Эти каналы были жестко заданы на заре атомных и молекулярных взаимодействий и были зафиксированы задолго до того, как клетка и организм начали взаимодействовать с той или иной конкретной средой.

Первоначально теплоту считали особым веществом, однако оказалось, что теплота — это не сама материя, а лишь одно из ее состояний

Аткинс (Atkins, 1984) подробно обсуждает эксперименты и концепции, приведшие к формулировке второго закона термодинамики. Он описывает, как происходила последовательная замена одних типов информации и рассуждений другими. Карно, впервые сформулировавший этот закон в результате своих исследований на паровой машине, считал теплоту материей. Позднее Джоуль пришел к выводу, что теплота — это не сама материя, а лишь одно из ее состояний. То же самое относится к работе, совершаемой машиной. Работу, подобно теплоте, нельзя ни взвесить, ни влить в сосуд, поскольку ни то, ни другое не есть вещество. Это фундаментальное различие, столь очевидное в настоящее время, было так трудно представить

себе из-за предвзятых идей о физических явлениях. Как писал Аткинс, «это был самый значительный вклад в науку, сделанный термодинамикой XIX в.».

Отбор нельзя взвесить, запасти или налить в сосуд. Как таковой он не является механизмом эволюции

Итак, все сказанное выше относится также и к отбору, хотя это, по-видимому, не было осознано в полной мере. Биологи не сумели понять, что отбор — не материальный компонент Вселенной, а лишь процесс выбора, независимый от ее физической организации. Поэтому отбор, подобно теплоте, не представляет собой вещество; его нельзя взвесить, накопить или налить в сосуд.

Никто не может отрицать существование отбора. Однако, подобно теплоте или работе, отбор представляет собой одно из состояний процесса, а не материальную основу самого процесса. Теплота — это состояние, определяемое движением атомов и молекул, образующих данное вещество, но она не состоит из атомов и молекул.

Отбор — это состояние организма, возникающее в результате его нахождения в той или иной среде, но он не является материальным компонентом ни данного организма, ни данной среды.

Проблема эволюции подобна проблеме колумбова яйца: отбор не может быть механизмом эволюции по той простой причине, что он не представляет собой материальный компонент организмов.

Различие между мутационным давлением и давлением атмосферным

Молекулярные биологи, сравнивающие нуклеотидные последовательности ДНК разных генов, довольно часто употребляют термины «давление отбора» и «давление мутаций» для объяснения различий и сходства, возникающих в результате замены оснований (Cavalier-Smith, 1985).

В физике, принадлежащей к точным наукам, известна величина, называемая атмосферным давлением. Ее можно измерить при помощи прибора, называемого барометром. Совершенно очевидно, что молекулярные биологи не располагают прибором для измерения мутационного давления, а следовательно, не могут выражать его в точных единицах. Это позволяет судить о том, сколь далеко молекулярной биологии до статуса точной науки.

И Дарвин, и Уоллес подчеркивали, что отбором нельзя объяснить все эволюционные процессы

Дарвин много размышлял над всеми биологическими явлениями. Его огромный дар естествоиспытателя и мыслителя позволил ему глубоко вникнуть в процесс эволюции. Поэтому концепция естественного отбора была лишь предположением, а не догматическим утверждением. Дарвин прекрасно понимал, что положение о естественном отборе — всего лишь одна из стадий в поисках механизма эволюции. Об этом ясно свидетельствует его высказывание о глазе в «Происхождении видов»: «Предположение, что глаз со всеми его неподражаемыми приспособлениями для изменения фокусного расстояния в зависимости от удаленности предмета, для регулирования количества проникающего света и для коррекции сферической и хроматической аберрации был создан естественным отбором, может показаться, сознаюсь в этом откровенно, в высшей степени нелепым» (Darwin, 1859). Глаз человека произошел от глаза беспозвоночного, который в свою очередь развился из глаза простейшего. У эвглены уже имеется зачаточный глаз, хотя она и состоит всего из одной клетки. Еще более примитивны бактерии, которые лишены глаз, но уже способны к фотосинтезу (первичная стадия восприятия света). Фотосинтезирующие бактерии, подобно растениям, «видят, не имея глаз» (Björn, 1980). Следовательно, в настоящее время можно полагать, что в основе организации и эволюции глаза лежат, по-видимому, метаболические пути, присущие молекулярному строению клетки.

Уоллес разрабатывал новый подход к эволюции одновременно с Дарвином. Один из разделов его труда «К вопросу о теории естественного отбора» (Wallace, 1870) посвящен тому, «чего не может естественный отбор». В нем он пишет: «Я не считаю, что всю природу можно объяснить, исходя из тех принципов, которые я так горячо проповедую; а теперь я сам буду выдвигать возражения и ставить пределы возможностям естественного отбора». Далее он приводит ряд примеров. Голая кожа человека не может быть результатом естественного отбора, потому что вариации, возникавшие у его волосатого предка, не могли быть полезными. То же самое относится к человеческой морали, к возникновению которой, по мнению Уоллеса, отбор также не имел отношения. Отбор не мог породить этику или способность совершать математические операции. «Наблюдаемое в настоящее время гигантское развитие математических способностей совершенно необъяснимо в рамках теории естественного отбора и должно быть обусловлено совершенно иной причиной» (Wallace, 1889).

Определение отбора

Отбор определяют как «дифференциальное и неслучайное размножение различных генотипов, содержащих самые важные из факторов, вызывающих эволюционные изменения путем воздействия на частоту генов и генотипов в популяциях» (Rieger et al., 1968).

Добржанский (Dobzhansky, 1969) дал следующее определение: «Отбор в биологии — это процесс, с помощью которого индивидуумы, обладающие определенными генетическими качествами, отбираются в популяциях животных или растений, по-видимому, потому что они больше, чем другие, соответствуют данной среде. Этим «более приспособленным» индивидуумам благоприятствует Природа, и они отбираются из чрезвычайно изменчивого фонда всех появляющихся генетических вариантов. Они выживают и размножаются более успешно, чем другие; в результате число таких индивидуумов с каждым поколением возрастает все больше и больше, и это продолжается до тех пор, пока среда остается стабильной. Такой отбор более приспособленных типов, получивший название «естественного отбора», большинство биологов считает главным движущим и направляющим фактором органической эволюции на Земле»... «Когда человек стал отдавать предпочтение одному виду животных или растений перед другим либо сознательно (как в животноводстве или растениеводстве), либо бессознательно (например, при уничтожении таких нежелательных форм, как сорнякн и вредители), он наложил на природу еще одно селективное воздействие: такого рода вмешательство называют искусственным отбором».

Первоначальное дарвиновское определение отбора (Darwin, 1859) выглядело следующим образом: «Я обозначил этот принцип, согласно которому каждое небольшое отклонение, если оно полезно, сохраняется, термином «естественный отбор», с тем чтобы подчеркнуть его связь с отбором, производимым человеком. Однако выражение «выживание наиболее приспособленных», часто используемое м-ром Гербертом Спенсером, точнее и иногда не менее удобно».

Следует отметить, что Дарвин называет отбор принципом, а не механизмом. Из этих определений совершенно очевидно, что отбор — система выбора, а не материальная основа процесса. Как таковая, она не может быть механизмом эволюции, как это утверждается в большинстве определений.

Отбору приписывают самые противоречивые свойства

Отбор может быть «стабилизирующим» и «дизруптивным», «направленным» и «случайным», он может «канализировать»

и может «создавать разнообразие». С развитием неодарвинизма в тридцатых и сороковых годах эволюцию рассматривали как процесс перманентного изменения, при котором виды непрерывно трансформируются, а гены подвержены мутационному процессу, изменяющему их во всех возможных направлениях. Изменение и случайность поставляют материал, на который действует отбор. Отбор представляли как «диверсифицирующий, случайный и дизруптивный» процесс. Но по мере получения новых палеонтологических данных, углубления эмбриологических и проведения более тонких генетических исследований упорядоченность проступала все более явно из всех уголков биологического мира. Палеонтологи обнаружили направления эволюции, по-видимому, совершенно независящие от случайного отбора. Эмбриологи установили весьма впечатляющую упорядоченность на всех этапах развития — от оплодотворения до взрослой особи. Открытие в генетике эффекта положения гена, неслучайного кроссинговера и неслучайных перестроек указывало на более упорядоченное поведение хромосом.

Поскольку отбор должен был любой ценой «объяснять» эволюцию, ему внезапно стали приписывать совершенно противоположные функции. Симпсон (Simpson, 1953) выдвинул термин «стабилизирующий отбор», Уоддингтон (Waddington, 1957) — «канализирующий отбор», а у Шмальгаузена (1949) появился «направленный отбор».

Одним из многих примеров служит введение Уайтом (White, 1973) термина «ортоселекция» для объяснения чрезвычайно упорядоченной организации и эволюции хромосом. Противоречив сам термин: «орто-» означает прямой, а «селекция», как принято считать, действует на хаотичную и непредсказуемую хромосому. Кроме того, под ортогенезом обычно понимают направление эволюции, происходящей независимо от отбора.

Очень часто употребляется также термин «давление отбора». Этот термин ввел в 1921 г. Райт, однако его используют в столь многих ситуациях, что его истинный смысл применительно к эволюции становится неясным (ср. Rieger et al., 1968). «Стабилизирующий отбор называют также «центростремительным» или «нормализующим» (Simpson, 1953); считается, что он благоприятствует созданию в популяции единственного оптимума, элиминируя периферические варианты. В свою очередь «дизруптивный», или «центробежный», отбор (Simpson, 1953) благоприятствует одновременно более чем одному оптимуму в популяции, занимающей неоднородное местообитание; при этом два или более разных генотипа оказываются в выгодном положении, а промежуточные типы — в невыгодном. Поэтому отбор может быть одновременно дизруптивным и стабилизирующим. Считается, что отбор в большинстве случаев

действует наобум, однако для того, чтобы объяснить адаптацию, ему следует приписать противоположное свойство — способность канализировать, или направлять. Считается также, что «направленный» отбор, называемый еще «прогрессивным», «линейным» или «динамичным» (Шмальгаузен, 1949), приводит к систематическому сдвигу генных частот и среднего значения рассматриваемого признака для популяции, в результате чего возникает состояние адаптированности (Dobzhansky, 1977).

Этот подход теперь проникает в социобиологию. «Стабилизирующий отбор» и «дизруптивный отбор» используются как принципы современного эволюционного подхода к социальному поведению (Wilson, 1980).

Флогистон, как и отбор, обладал в корне противоположными свойствами

В XVIII в. флогистон представляли себе как некое невидимое вещество. По словам Лаппа (Lapp, 1965), это был «универсальный ингредиент, который можно было использовать для объяснения химических реакций любого типа». Сходство с нынешним использованием отбора для разрешения эволюционных проблем очевидно. Но аналогия еще глубже. Флогистон мог: 1) иметь вес; 2) быть невесомым; 3) обладать отрицательным весом. Именно эти противоположные свойства позволяли объяснять с его помощью любую химическую ситуацию, но они же в конце концов привели к выявлению несостоятельности таких интерпретаций.

Когда возник отбор?

Вопрос о времени возникновения отбора вызывает немало споров. Это неизбежно, поскольку никто не знает, чем занят отбор на самом деле.

Вначале ответ казался очевидным. Когда Дарвин ввел этот термин, отбор действовал на уровне организмов, поскольку в то время другие уровни известны не были. Позднее, с появлением концепций генотипа и фенотипа, неодарвинистам пришлось признать, что отбор способен различать генотипы лишь постольку, поскольку они дают разные фенотипы (Darlington, Mather, 1949).

Когда началось изучение возникновения жизни, решающим стало считаться время появления размножения (Fox, 1973).

Однако Добржанский (Dobzhansky, 1965), один из вождей неодарвинизма, не соглашался с таким сдвигом сроков. По его мнению, «добиологический естественный отбор внутренне про-

тиворечив». Цукеркандл и Полинг (Zuckerkandl, Pauling, 1965) делают еще один шаг; они подчеркивают, что «На уровне отдельного гена как такового мы не находим основы для отбора, поскольку у нас нет основы для определения функции». Химические реакции определяются только свойствамн участвующих в них атомов. Левин (Lewin, 1974) подчеркивает, что формирование генетического кода происходило на основе физических взаимодействий, а не на основе отбора: «От чего другого мог возникнуть этот первый код, если не в результате непосредственного взаимодействия между нуклеотидами и аминокислотами»?

Глава 2

Взлет и падение дарвинизма и неодарвинизма

Концепция отбора вытекает из социологии викторианской эпохи

Дарвин был превосходным натуралистом, но никогда не интересовался химией и физикой, о чем свидетельствует его автобиография (Darwin, 1929). Поэтому, занявшись проблемой происхождения видов, он не обратился к этим дисциплинам, а использовал социологические доктрины, распространенные в его стране. Во времена королевы Виктории, когда Англия превращалась в крупнейшую индустриальную и колониальную державу, доктрина Мальтуса идеально соответствовала интересам состоятельного класса, к которому принадлежал Дарвин. Как он пишет, концепции отбора и выживания сильнейшего он заимствовал у Мальтуса. При этом философ Герберт Спенсер указал ему, что «сильнейшего» следует заменить на «наиболее приспособленного». Еще в 1930 г. Радль (Radl) выразил это одной фразой: «Дарвин просто перенес преобладавшие в Англии политические идеи на природу».

В результате интерпретация эволюции оказалась основанной не на физических факторах и не на химических компонентах организмов, а на популяционных зависимостях, которые не поддавались определению.

Подобный взгляд на живую природу, в основе которого лежала неконтролируемая активность организмов, прекрасно вписывался в викторианскую эпоху и продолжает служить идеалам нашего индустриального общества. Это одна из главных причин, почему дарвинизм так надежно защищают и почему он так прочно укоренился в нашем мышлении.

Неодарвинизм сформировался в то время, когда многие основные генетические явления еще не были известны

Когда Фишер и Холдейн вместе с Добржанским, Гексли, Майром, Симпсоном и Стеббинсом (Fisher, 1930; Haldane, 1932; Dobzhansky, 1941; Huxley, 1942; Mayr, 1942; Simpson, 1944, 1949; Stebbins, 1950) стали главными проводниками неодарви-

низма, они не опирались на данные тех областей науки, которые привели к созданию современной молекулярной биологии.

Как заявил Гексли в начале своей книги «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942), их «теория» была основана главным образом на данных «экологии, генетики, палеонтологии, географического распространения, эмбриологии, систематики и сравнительной анатомии».

Кроме того, в это время генетика находилась еще в младенческом возрасте. Представление о гене как о части хромосомы было весьма неопределенным; химическая сущность хромосомы не была установлена. Уотсон и Крик создали свою модель ДНК в 1953 г. До этого времени считалось, что ген эукариот состоит из белка. До появления молекулярной биологии генетика оставалась довольно абстрактной наукой. Молекулярная биология возникла совсем не из тех наук, что неодарвинизм, а главным образом из кристаллографии, микробиологии и биохимии. Она мало пользовалась неодарвинистскими идеями; своей жизненностью она обязана успехам физики и химии.

Центральные концепции неодарвинизма

Тодэй (Thoday, 1975) считает главными концепциями неодарвинизма следующие.

1. *Случайные мутации*, служащие источником гетерогенности аллелей. Предполагается, что эта случайность зависит от места, времени и «потребности» и составляет основу изменения.

2. *Расщепление и рекомбинация*, создающие различные сочетания аллелей, что ведет к генотипическому разнообразию. Эти процессы также считаются случайными.

3. *Отбор*, повышающий относительную частоту генотипов, которые «в среднем дают более приспособленные (относительно лучше адаптированные) фенотипы».

4. *Дрейф генов*, ведущий к случайным изменениям частоты аллелей. В небольших популяциях дрейф «может иногда привести к закреплению гена в данной популяции, даже если этот аллель дает менее приспособленные фенотипы, чем некоторые альтернативные аллели». Дрейф «несомненно закрепит нейтральные аллели» в популяции.

Те же принципы были распространены на социобиологию. Уилсон (Wilson, 1980) формулирует их следующим образом.

1. *Давление мутаций.* Повышение частоты одной формы гена (аллеля) за счет другой, обусловленное более высокой частотой случайных мутаций.

2. *Нарушение расщепления.* Неравномерная представленность аллелей в гаметах, продуцируемых гетерозиготными особями.

3. *Поток генов.* Иммиграция в популяцию особей с различной генетической конституцией.

4. *Отбор.* Изменение относительной частоты генных комбинаций, оцениваемое по тому, как они представлены в выжившем поколении.

Ясно, что для сегодняшних неодарвинистов эволюция — процесс, объяснимый лишь в терминах: 1) случайных мутаций; 2) всемогущества генов; 3) отбора в качестве сита.

Под давлением результатов, полученных молекулярной биологией, неодарвинизм был вынужден создать несколько дополнительных концепций, выявив тем самым тот тупик, в котором он сейчас находится. Примерами служат концепция «давления мутаций», используемая многими авторами (Cavalier-Smith, 1985), «нейтралистско-селекционистская полемика» (Harris, 1976; Bernardi, Bernardi, 1986) и «молекулярный драйв» (Dover, 1986).

Современное состояние синтетической «теории»

Современное состояние неодарвинизма можно сформулировать в следующих положениях.

1. В центре внимания находится ген как единственный фактор эволюции и дифференциации. Гены лежат в основе всего эмбрионального развития и всей биологической эволюции. Все структуры и все функции — результат мутаций генов и изменений их частот. Эволюция «заключается в изменениях генных частот» (Wilson, 1980).

2. Ген всемогущ. Все, что происходило до гена или не вело непосредственно к его образованию, считается несущественным для эволюции. Неорганическое происхождение жизни представляет интерес лишь постольку, поскольку оно освещает происхождение гена. Любой другой аспект доорганизменной эволюции, такой, как эволюция минералов, считается не имеющим к ней отношения.

3. Считается, что распределение и ассоциации генов направляются случайными событиями и механическими процессами.

4. Отбор действует на гены через фенотип организма и путем отсева гамет, у которых оказывались «неподходящие» генные комбинации. Отбор в понимании неодарвинистов — это открытая могила, в которую попадают все случайные мутанты, неспособные выжить в данной среде.

5. Интерес концентрируется на событиях, происходящих на уровне популяций, и на изучении последовательностей ДНК в связи с этим терминальным уровнем эволюции.

6. Всякий раз, когда то или иное явление не удается объяснить на молекулярном уровне, прибегают к представлению о случайности.

7. Упорядоченность — концепция, совершенно чуждая этому подходу. Все структуры и функции рассматриваются как результат случайности действия гена и отбора.

8. Происхождение структуры и функций не считается существенным. Например, происхождение симметрии и эволюция функций остаются вне поля зрения неодарвинизма.

9. Внешняя среда рассматривается как некая абстракция, а не как физико-химическая сущность, состоящая из тех же самых элементов, что и взаимодействующие с ней организмы.

10. Для каждого нового явления, не имеющего объяснения, предлагается новый тип отбора.

Тодэй (Thoday, 1975) специально подчеркивает: «Естественный отбор — центральный фактор дарвиновской теории». Стеббинс и Айала (Stebbins, Ayala, 1981) формулируют это еще более откровенно: «Без естественного отбора популяции организмов из поколения в поколение разрушались бы, так как мутационный процесс и дрейф генов носят случайный характер по отношению к адаптации».

Интерпретаций в духе дарвинизма столько же, сколько пишущих на эту тему авторов

Дарвинизм и неодарвинизм полезны, потому что они породили довольно много экспериментальных исследований, но в то же время они нанесли вред развитию биологии, наградив случайность и отбор такими качествами, которыми эти явления не обладают. В результате среди неодарвинистов нет согласия. При таком положении вещей всякий раз, когда я упоминаю о неодарвинизме, меня обвиняют в его искажении. Но у меня нет выхода.

То, что писали Гексли или Майр, то, что подчеркивает Симпсон или то, к чему привлекает внимание Добржанский, не обязательно совпадает. Эту ситуацию признают сами неодарвинисты (Dobzhansky et al., 1977).

Происхождение кризиса в неодарвинизме и причина его падения

Один из доводов неодарвинистов, используемый обычно против любой критики, состоит в том, что единственной альтернативой их объяснения эволюции может быть витализм. Развитие молекулярной биологии быстро изменило такое положение, поскольку от поведения молекул нельзя отмахнуться, назвав его обскурантизмом. Почти любое фундаментальное открытие в молекулярной биологии наносит удар неодарвинистам, так как оно противоречит многим из их догматов и обес-

ценивает их. Несмотря на то что неодарвинисты с необычайной быстротой придумывают новые виды отбора, они не сумели полностью избежать давления новых результатов. Приведем некоторые из основных открытий молекулярной цитогенетики и молекулярной биологии, которые создали кризис неодарвинизма и ускорили его падение.

1. Гены не изменяются непрерывно, как предполагалось раньше; напротив, многие гены остаются в сущности неизменными от бактерий до человека. К числу многих примеров принадлежат гены 28S- и 18S-рРНК (Ståhle et al., 1975).

2. Вирусы и многие органеллы клетки образуются только путем самосборки, в основе которой лежат чисто химические процессы (Mindich et al., 1982).

3. Синтез РНК и белков осуществляется при взаимодействии ДНК с определенным белком. В свою очередь молекула ДНК может синтезироваться на РНК при участии белка, называемого обратной транскриптазой (Baltimore, 1976; Varmus, 1987). Этот протоцеллюлярный цикл взаимозависимости белок — ДНК — РНК — белок, белок — РНК — ДНК — РНК — белок канализировал эволюцию на очень ранней стадии (Lima-de-Faria, 1983).

4. Вырожденность кода свидетельствует о возможности замены оснований в кодонах, не сопровождающейся появлением новых аминокислот. Это привело к созданию концепции «нейтральных мутаций», не оказывающих непосредственного воздействия на эволюцию (Jukes, King, 1979; Jukes, 1980, 1983; Kimura, 1979, 1983).

5. Скорости замены аминокислот в белках на протяжении эволюции почти постоянны (Fitch, Langley, 1976).

6. Генетическая и организменная эволюции несоразмерны. Например, человек и шимпанзе идентичны по 99% своих генов, но принадлежат к разным семействам (King, Wilson, 1975).

7. Как показали экспериментальные данные, при возникновении жизни молекулярная организация складывалась в результате неслучайных процессов. Аминокислотам изначально присуща способность соединяться в определенной последовательности (Fox, 1984).

8. Расширение знаний о физических и химических процессах позволяет понять многие явления, которые прежде оставались неясными.

Подобное положение дел ведет к появлению почти ежегодно «новых теорий» эволюции. Никогда прежде не создавалось так много эволюционных «теорий» за такое короткое время.

Недавно Кимура (Kimura, 1979, 1983) показал, что потомкам могут передаваться изменения, не являющиеся ни благоприятными, ни неблагоприятными. Это так называемый «ней-

тралистский» подход. Вклад Кимуры несомненно ценен, но это лишь один из аспектов процесса эволюции. Кроме того, он все еще находится в плену идеи отбора. За последнее время появились и другие варианты неодарвинизма (Grassé, 1977; Eigen, Schuster, 1979; Wilson, 1980; Kuppers, 1983). Все эти труды весьма полезны, однако беда в том, что каждый из них охватывает лишь ограниченную область.

Современная эволюционная «теория» носит метафизический, а не научный характер

Такая критика была впервые высказана Поппером (Popper, 1976). По его мнению, неодарвинизм не поддается проверке, поэтому его нельзя считать научной теорией. Поппер рассматривает «дарвинизм как метафизическую программу исследований». Он указывает на слабость этой интерпретации эволюции, потому что она: 1) неспособна к предсказаниям; 2) оперирует аргументами, приводящими к порочному кругу; 3) не дает объяснений самым основным явлениям эволюции.

Как указывает Петерс (Peters, 1976), преобладающие «теории» эволюции «вовсе не научные теории».

Неспособность неодарвинизма к предсказаниям

Тэйлор (Taylor, 1983) пишет о неспособности неодарвинизма предсказывать эволюционные события. Он утверждает, что «теория, которая предсказывает результаты, на все 100% противоречащие наблюдаемым фактам, явно ошибочна». В качестве примера он приводит бактерий. Согласно неодарвинистам, быстрая эволюция вызывается тремя главными факторами: 1) высокой частотой мутаций; 2) коротким интервалом между поколениями; 3) высокой численностью популяций. Бактерии удовлетворяют всем этим требованиям, но тем не менее остаются довольно стабильными. Худший недостаток неодарвинизма заключается в том, что те немногие предсказания, которые он может сделать, противоречат реальным биологическим фактам.

Другие допущения неодарвинизма

Хо и Сондерс (Ho, Saunders, 1984) в своем введении к книге «По ту сторону неодарвинизма» приводят три допущения неодарвинизма, которые они считают неверными. Во-первых, «в неодарвинистской концепции случайной изменчивости заключено самое главное заблуждение, что все мыслимое возможно». Второе допущение — возможность случайного возник-

новения функционального полипептида с определенной последовательностью аминокислот. Согласио третьему допущению, функция — это редкостное и особое качество, создаваемое только в процессе естественного отбора.

Нередко можно встретить утверждение, что число вариаций у животных безгранично (Gregory, 1974). Столь же обычно утверждение, что «число вариаций, на которые действует отбор, безгранично». Это утверждение также основано на незнании происхождения биологической формы и биологической функции, которые, как считается, возникли ниоткуда или появились после того, как появился ген. Если бы в эволюции было возможно все или если бы вариации были бесконечны, то биологическая эволюция никогда не происходнла бы в своей современной упорядоченной форме.

«Эгоистичная» ДНК — алхимия молекулярной биологии

«Эгоистичная» ДНК — термин, используемый многими авторами,— типичный пример путаницы, возникающей в неодарвинизме (Orgel, Crick, 1980).

В конце Средних веков и в XVI в. накапливалось много сведений о химических элементах, однако механизмы реакций между ними оставались мало изученными. Алхимики того времени, подобно нынешним молекулярным биологам, пытались обойти затруднения, с которыми они сталкивались, наделяя химическне элементы человеческими качествами. Сера считалась «активной» и «мужественной», а ртуть — «пассивной» и «женственной». Подобные рассуждения разрешали в те времена проблемы химии в той же мере, в какой «эгоистичность» ДНК решает проблемы молекулярной биологии и эволюции в наши дни.

Глава 3

Основы автоэволюции

Центральная проблема эволюции — не происхождение видов, а происхождение формы и функции

Дарвин приравнял проблему биологической эволюции к происхождению видов. Слово «эволюция» не фигурирует ни в названии, ни в тексте его книги. Его главный вклад в науку озаглавлен «Происхождение видов путем естественного отбора». Неодарвинисты действуют в том же направлении и по сей день считают центральной проблемой эволюции процесс, с помощью которого возникают виды. Они заняты главным образом изучением генотипов и фенотипов отдельных организмов и их взаимодействий в популяциях.

По моему мнению, такой подход не может привести к пониманию проблемы эволюции, потому что при этом эволюцию начинают исследовать не с того конца.

Ход рассуждений прост: нельзя понять законы того или иного явления, изучая только его конечные результаты. В данном случае результаты — это организмы, населяющие Землю в настоящее время. Их изучение безусловно представляет интерес, но оно не может вскрыть механизмы, которые после длительного периода трансформации привели к появлению современных живых существ.

Только изучая происхождение и трансформации формы и происхождение и трансформации функции, можно точно выяснить механизм эволюции. Любой другой подход — начало пути, заводящего в тупик.

Эволюцию нельзя рассматривать как исключительно биологический процесс

В настоящее время эволюцию считают чисто биологическим процессом. Неодарвинизм занимается только эволюцией прокариот и эукариот, а также эволюцией молекул, приведшей к образованию генов. Я никогда не видел книги по биологической эволюции, в которой обсуждалась бы эволюция минералов или же рассматривалась гравитация как один из главных факторов, определяющих биологическую организацию.

Долгое время считалось, что жизнь началась с одноклеточных организмов. Когда были открыты кристаллизующиеся вирусы, их рассматривали как переходные формы между кристаллами и живыми организмами. После того, как было установлено, что генетическим материалом служит ДНК, возникновение жизни перенесли на молекулярный уровень, а позднее, когда оказалось, что РНК проще и примитивнее ДНК, граница была сдвинута еще на один шаг в сторону неорганического мира. Но нет никаких оснований останавливаться на уровне РНК; можно с тем же успехом рассматривать входящие в ее состав осиования или даже атомы углерода как начало возникновения жизни, на что уже указывал физик Джинс (Jeans, 1933). Молекулярный анализ ведет к неизбежному выводу, что жизнь не имеет начала; это процесс, внутренне присущий строению Вселенной (Lima-de-Faria, 1971, 1983).

Три уровня эволюции, предшествовавшие биологической эволюции и канализировавшие ее

Долгое время экспериментальные исследования элементарных частиц, химических элементов и минералов не могли выявить, что у всех у них была собственная эволюция. Если не считать радиоактивных элементов, то частицы и атомы рассматривались как в основном стабильные структуры.

Эта картина резко изменилась в последние годы, когда обнаружилось, что элементарные частицы, химические элементы и минералы эволюционировали автономно, каждые в отдельности. Следовательно, произошли три отдельные эволюции, прежде чем возникла биологическая эволюция. Эволюция не начинается на биологическом уровне или же на уровне химических соединений, ведущих к образоваиию таких макромолекул, как ДНК или белок.

Эволюция — это процесс, внутренне присущий строению Вселенной. Она фактически начинается с образования элементарных частиц на заре превращения энергии в вещество. Эволюция началась с рождением Вселенной. И это не какой-то расплывчатый процесс, поскольку у элементарных частиц уже выявлены определенные предки и особые правила эволюции. Позднее химические элементы периодической таблицы также претерпевают упорядоченную и четко выраженную эволюцию. Еще позднее происходит эволюция минералов. Эти три отдельные эволюции (гл. 4, 6 и 8) предшествуют биологической эволюции.

Именно эти новые сведения о физико-химических явлениях позволяют поставить проблему биологической эволюции в совершенно иной плоскости.

Самый важный факт состоит в том, что поскольку биологической эволюции предшествовала эволюция на трех уровнях, она оказалась как бы пленницей предшествовавших эволюций. Законы и правила, которым они подчинялись, очертили те рамки, за которые биологическая эволюция не могла и не может выходить.

Определение автоэволюции и автоэволюционизма

Должен сознаться, что мне не очень нравится создавать новые термины. Однако в данном случае я был вынужден ввести термин *автоэволюция* для обозначения процесса трансформации, заложенного в организации вещества и энергии. Автоэволюция привела к образованию и канализации трансформаций биологических процессов. Интерпретация этого явления, предлагаемая на последующих страницах, названа автоэволюционизмом. Преимущество этих терминов в их простоте.

Непременным следствием автоэволюции было появление изоморфизма и изофункционализма

Непосредственным следствием автоэволюции было появление форм и функций, которые возникали и развивались в соответствии с изначальными свойствами вещества и энергии. *Изоморфизм* есть результат поддержания и сохранения основных форм, которые в то же время допускают наложение новых комбинаций на первоначальные. *Изофункционализм* есть результат поддержания и сохранения основных функций, которые в то же время допускают наложенне новых комбинаций на первоначальные. Эти два явления подчиняются одним и тем же основным правилам, потому что форма и функция неразделимы и представляют собой два аспекта одной и той же реальности.

Растения и животные не могут отступать от нескольких основных паттернов

Лист растений обладает определенной основной структурой и определенной основной функцией, что дает ему возможность трансформироваться почти в любые органы растения. О его нзоморфизме и изофункционализме свидетельствует его способность быть частью семенн (семядоля), главным органом фотосинтеза (нормальный лист), колючкой (несущей, как принято считать, защитные функции), органом привлечения опылителей (окрашенные лепесткн и чашелистики) и репродуктивным органом (тычинки) (рис. 3.1 и 3.2).

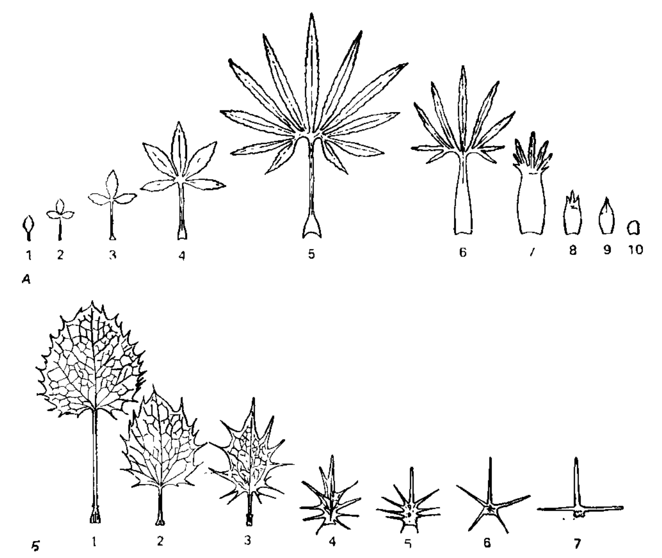


Рис. 3.1. *А*. Трансформация формы и функции листа в разных участках тела *Helleborus foetidus* (Denffer et al., 1971): 1 — семядоля; 2 и 3 — молодые листья; 4 — листья первого года; 5 — листья второго года; 6 — листья, развивающиеся непосредственно перед стадией цветения; 7—9 — прицветники третьего года; 10 — часть цветка. *Б*. Трансформации листа у *Berberis vulgaris* (по Troll, из Denffer et al., 1971): 1 — обычный лист; 2—5 — переходные формы; 6 и 7 — листья в форме колючек.

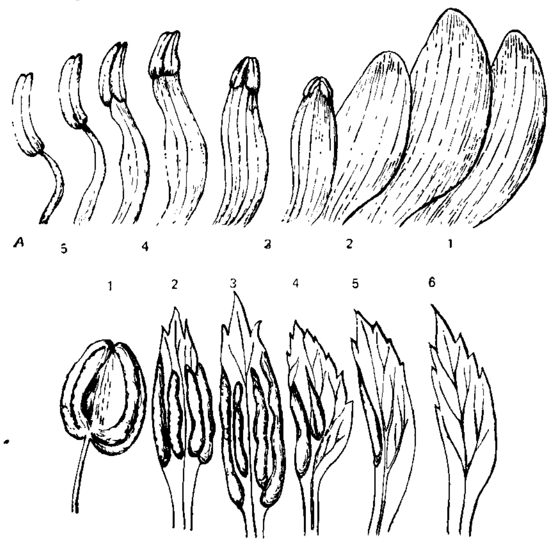


Рис. 3.2. *А*. Трансформация лепестков в пыльники в цветке *Nymphaea alba* (по Belzung, из Guilliermond, Mangenot, 1941): 1 и 2 — нормальные лепестки; 3 — начало образования пыльцы в кончиках лепестков; 4 — более поздние стадии трансформации; 5 — нормальные пыльники. *Б*. Регрессивная трансформация пыльника (1) в лепесток в форме листа (6) у рода *Rosa* (Tieghem, Costantin, 1918).

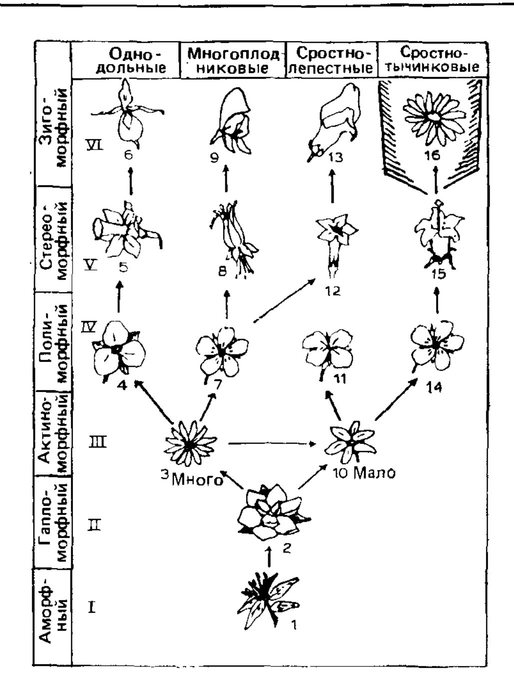


Рис. 3.3. Трансформация структуры цветка в процессе эволюции покрытосеменных за последние 100 млн. лет привела к созданию нескольких форм и использованию простых типов симметрии; стрелками показаны последовательные стадии эволюции цветка в главных группах покрытосеменных (Leppik, 1977).

Кроме того, эволюция покрытосеменных за последние 100 млн. лет привела к созданию немногочисленных типов цветка с простыми типами симметрии, уже имеющимися у минералов и квазикристаллов (рис. 3.3).

Можно также показать, что структуры некоторых беспозвоночных происходят от одной основной формы (Raup, 1966). Так, форму раковины четырех главных групп моллюсков можно получить математическим способом из простой кривой (рис. 3.4).

Позвоночные не столь сложны, как мы обычно полагаем. Грегори (Gregory, 1977) расположил скелеты позвоночных от рыб (которые были одними из первых позвоночных) до человека в последовательный ряд, свидетельствующий о том, что все они — просто варианты одной основной формы, от которой они не могут отойти (рис. 3.5).

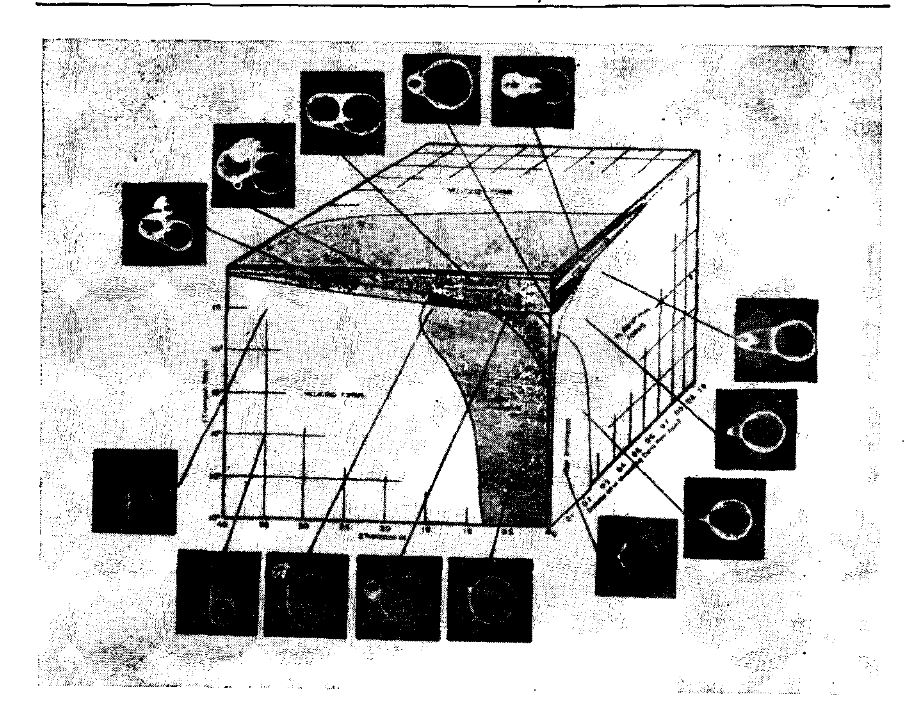


Рис. 3.4. Трехмерная диаграмма спектра форм, встречающихся у раковин моллюсков, порождаемых одной и той же кривой; виды распределены по четырем таксономическим группам (Raup, 1966).

Все явления гомологичны — варьирует только степень гомологичности

Одно из центральных положений этой книги состоит в том, что все небиологические и биологические явления гомологичны. В Природе не бывает случайностей, нет в ней и аналогий. Все процессы представляют собой гомологии. Варьирует только степень гомологичности. Иными словами, каждая биологическая структура и каждая биологическая функция имеет своего предшественника в мире минералов, химических элементов и элементарных частиц. Все основные структуры и все основные функции содержат минеральный компонент, который уже был очевиден еще до того, как в общий эволюционный процесс были включены ген и хромосома.

Согласно общепринятой точке зрения, рука человека и рука шимпанзе *гомологичны*, поскольку легко убедиться, что их скелетные элементы одного происхождения. Однако крыло птицы и крыло бабочки считаются *аналогичными*, потому что

Е. Нотарктус

Ж. Шимпанзе

З. Человек

А. Эустеноптерон

Б. Дипяовертеброн

В. Сеймурия

Г. Циногнатус

Д. Опоссум

Рис. 3.5. Структурная последовательиость скелетов в ряду позвоиочных — от рыб к человеку (Gregory, 1974).

у насекомого нет внутреннего скелета и, следовательно, его крыло имеет иное происхождение. Рассуждая таким же образом, наличие радиальной симметрии у морской звезды и у какого-либо минерала рассматривают как чисто случайное совпадение, поскольку у минералов нет генов, а поэтому никакого родства здесь быть не может. Мы возражаем против такой точки зрения, потому что теперь можно показать, что она порождена незнанием физико-химических процессов, участвующих в процессах эволюции элементарных частиц, химических элементов, минералов, макромолекул и живых организмов.

Прежние определения гомологии и аналогии

После того как Дарвин ввел социологическую концепцию отбора, гомологию стали рассматривать как результат происхождения от общего предка, а аналогию — как результат случайного сходства, обусловленного отбором (например, при мимикрии; Ospovat, 1981).

Такое положение вещей сохранилось до сих пор. Гомология — это сходство, которое, как считается, основано на общем происхождении, тогда как аналогия — похожесть, возникшая независимо в группах, не связанных родством, в ответ на общие функциональные потребности (Gould, 1985). Классическим примером служит сегментация, наблюдаемая у насекомых и у позвоночных. Поскольку эти две группы так различны (одна относится к позвоночным, а другая — к беспозвоночным), предполагается, что сходство между ними представляет собой аналогию. Подобным же образом определяет эти термины Бэбин (Babin, 1980). В случае *близкородственных* организмов, как, например, акулы, ихтиозавры и дельфины (все они имеют обтекаемую форму), говорят о гомологии. В случае сходства между группами, связанными *отдаленным родством*, речь идет об аналогии; примерами могут служить крылья насекомых и летучих мышей, т. е. опять-таки беспозвоночных и позвоночных (рис. 3.6).

То же самое относится к растениям. Листья одно- и двудольных, а также листья папоротников считаются гомологичными, но это предел. Листовидные образования мхов лишь аналогичны листьям высших растений (Wettstein, 1944).

Случайности и аналогии становятся гомологиями: минералы, растения и животные — гомологичные конструкции

Совершенно очевидно, что неодарвинисты исключают всякую возможность гомологии или аналогии между минералами и растениями или животными. Более того, они не допускают

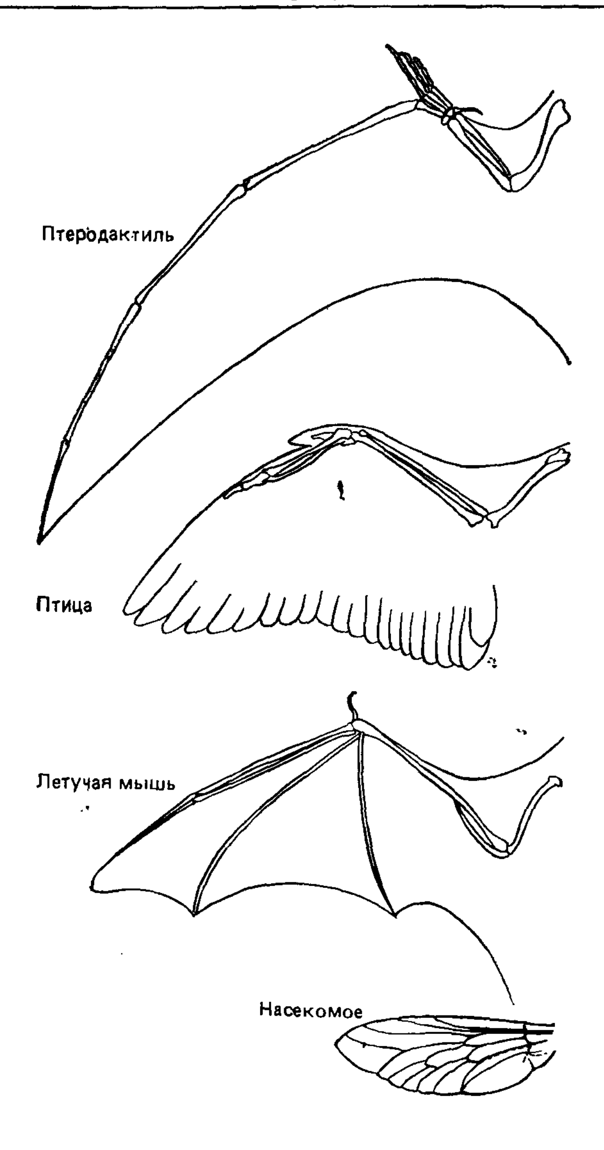


Рис. 3.6. Разные типы крыльев, иллюстрирующие классическое различие между гомологичными и аналогичными органами. Крылья летающей рептилии (птеродактиль), птицы и летучей мыши развивались независимо в разных группах наземных позвоночных; кости их скелетов считаются гомологичными. Крыло насекомого, относящегося к беспозвоночным, имеет совершенно иное происхождение и считается аналогичным крыльям позвоночных (Simpson, 1949).

гомологии между растениями и животными. Всякое сходство между минералами, растениямн и животными считается случайностью или любопытным совпадением.

Эта общая идея обусловлена несколькими главными причинами.

1. Ген считается детерминантом паттернов всех типов. У минералов генов нет, и до недавнего времени предполагалось, что у растений гены совсем иные, чем у животных.

2. Отбор считается механизмом эволюции. Отбор неспособен создавать паттерны, потому что он нематериален. Как таковой, он не может объяснить связи между паттернами.

3. Эволюция рассматривается как главным образом случайный процесс. Поэтому нельзя ожидать упорядоченности на биологическом, а тем более на предшествующих уровнях. Еще менее можно ожидать, что упорядоченность на одном уровне канализирует упорядоченность на следующем.

В паттернах агатов, стеблей растений, раковин моллюсков и рогов оленей не удается выявить указаний на их происхождение от общей эмбриональной структуры или линии развития. Поэтому идея о гомологичности этих структур была отвергнута, а черты сходства между ними в некоторых случаях не считаются даже аналогиями, поскольку они принадлежат к совершенно разным типам или царствам.

Теперь, когда мы понимаем, что эти структуры и процессы эмбрионального развития зависят прежде всего от чисто физико-химических процессов и от явлений, наблюдаемых в царстве минералов, становится возможным выявить или исследовать точную степень гомологичности. Все формы и функции, пусть принадлежащие неживым и живым структурам, низшим растениям и высшим животным, в своей основе обусловлены простыми физическими процессами, которые их направляют. Случайность и аналогия превращаются в гомологию. Физико-химические процессы вносят единство в, казалось бы, неродственные структуры.

Несколько примеров изоморфизма и изофункционализма

Приведем несколько примеров, иллюстрирующих эти зависимости. На гистологических срезах и давленых препаратах клетки казались плоскими, однако с созданием сканирующего электронного микроскопа обнаружилось, что многие из них имеют яйцевидную или сферическую форму. Структуры точно такой же формы, какая встречается у бактериальных, растительных или животных клеток, имеются у минерала фишерита (рис. 3.7). Следовательно, глобулярные структуры существовали еще до того, как у бактерий и у других живых организмов появился ген, и могли быть созданы простыми атомами.

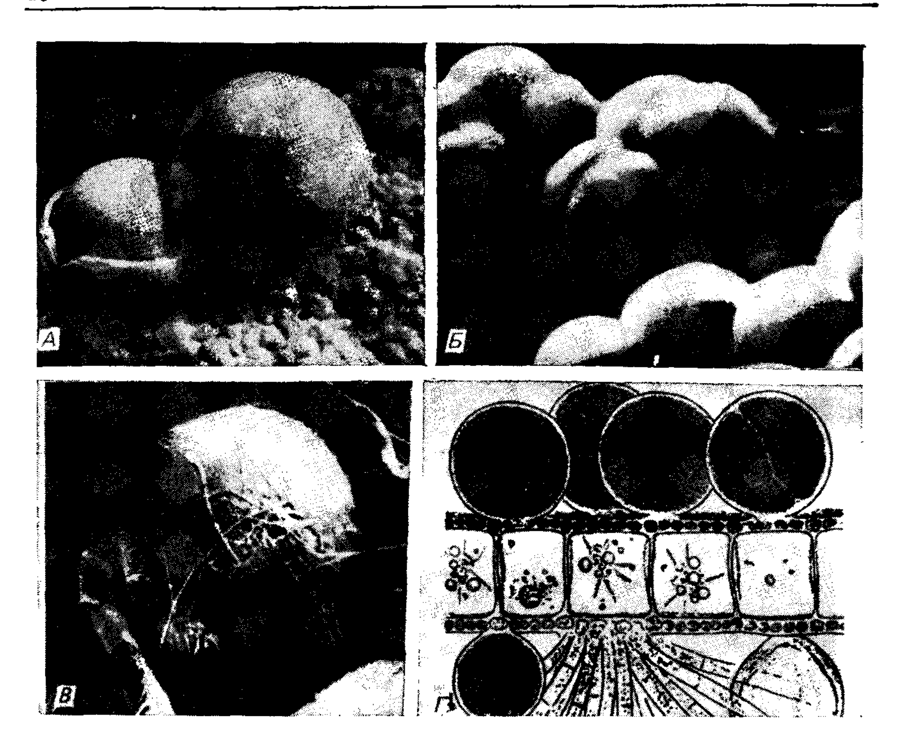


Рис. 3.7. Яйцевидные структуры. *А*. Минерал: глобулярные агрегаты фишерита $Al_3(OH)_3(PO_4)_2 \cdot 5H_2O$ (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Бактерия: клетки *Micrococcus radiodurans* (микрофотография, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа; Margulis, Schwartz, 1982). *В*. Позвоночное: жировая клетка (микрофотография, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа; Strayer, 1981). *Г*. Растение: срез таллома водоросли *Dictyota dichotoma* с тетраспорангиями (Denffer et al., 1971). Иллюстрация составлена автором.

Насекомые могут походить на листья, потому что паттерн листа уже существует у растений, имеющих общих с насекомыми предков, но этот паттерн впервые появился не у растений — он уже имелся у минералов, например у чистого висмута (рис. 3.8). Поэтому основной паттерн листа создается не геном растения или геном животного, а существовал на атомном уровне еще до появления гена.

Такие механические структуры, как крыловые жилки кузнечика или жилки листа, трудно отличить от трещин, образующихся в почве при засухе (рис. 3.9). Явление, определяющее характер ветвления, уже присутствует в минералах и в кристаллах.

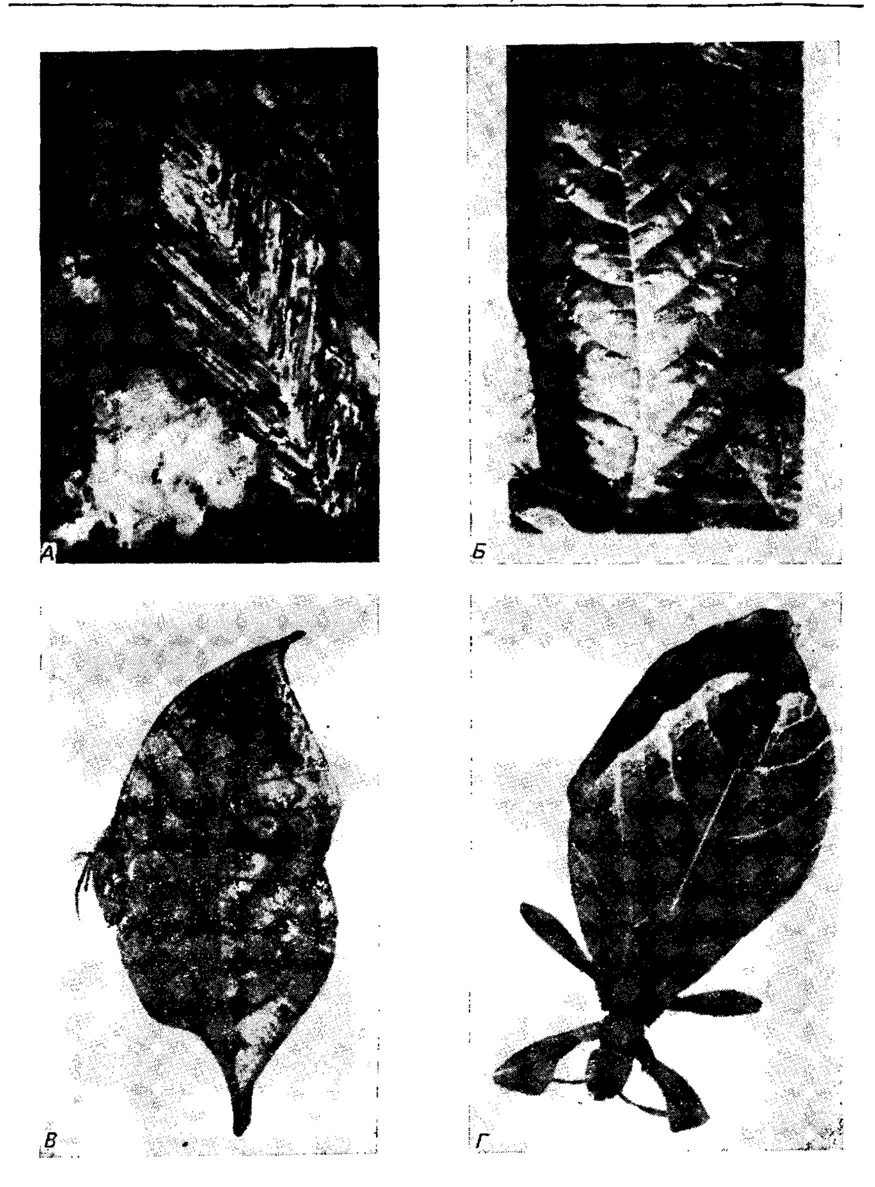


Рис. 3.8. Листовидные структуры. *А*. Минерал: чистый висмут в самородной форме (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Растение: лист сумаха (Feininger, 1956). *В*. Беспозвоночное: бабочка-листовидка (*Kallima*) со сложенными крыльями, так что видна нижняя поверхность обоих крыльев (Cott, 1951). *Г*. Беспозвоночное: листовидка *Chitoniscus feedjeanus*; видны изменения передних крыльев, в том числе средней и боковых жилок, делающие ее похожей на лист (Cott, 1951). Иллюстрация составлена автором.

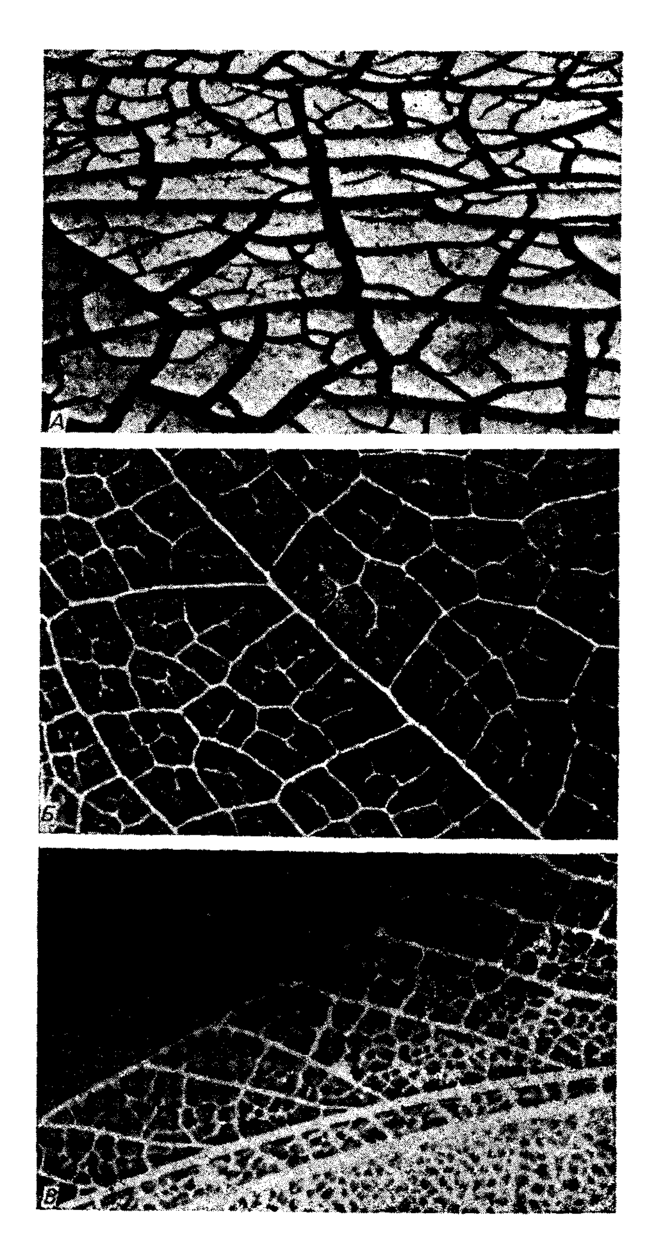


Рис. 3.9. Механические структуры. *А*. Молекулы: трещины в донных осадках, образующиеся при отливе (остров Сен-Мишель, Франция; коммерческая фотография). *Б*. Растение: ветвление жилок в листе *Cissus* (Feininger, 1956). *В*. Беспозвоночное: жилки в крыле кузнечика (Feininger, 1956). Иллюстрация составлена автором.

Длинные зубы мамонта на первый взгляд не связаны ни с какой ранее существовавшей структурой, но они почти идентичны по форме и кривизне выростам плодов *Martynia* и форме самородков серебра (рис. 3.10). Для возникновения изящно изогнутой формы не были нужны животные гены, если эта форма уже существовала у растений и на атомном уровне. Самородки серебра, имеющие изогнутую форму, встречаются постоянно.

То же самое относится к роговидным образованиям, которые появились у растений раньше, чем у животных, а у минералов — раньше, чем у растений. Изогнутые стопки кристаллов хлорита состоят из сегментов, размеры и форма которых специфически изменяются вдоль длинной оси изогнутой структуры. Эти изменения неотличимы от тех, которые можно видеть в сегментах рогов козла (рис. 3.11).

Форма и функция не были созданы генами и хромосомами. Что же делают ген и хромосома на самом деле?

Форма и функция детерминированы физико-химическими и минеральными импринтами, полученными от предшествующих уровней эволюции. Таким образом, форма и функция не были созданы генами и хромосомами. Более того, и в сегодняшнем биологическом мире форма и функция не зависят в первую очередь от генов и хромосом. Безусловно, гены и хромосомы оказывают на них влияние, и притом вполне определенным образом, как это ясно показывает экспериментальное изучение наследственности. Это, однако, неравносильно утверждению, что гены и хромосомы являются создателями формы и функции. Гены и хромосомы ничего не создают. Они играют важную роль, но лишь на вторичном уровне, определяя, какой вариант формы и функции будет закреплен. Роли гена и хромосомы проявляются главным образом в закреплении состояния, которое возникло в результате ограниченного числа комбинаций.

Как будет описано позднее (гл. 9), бóльшая часть генов детерминирует синтез белков, которые внедряются в химическую структуру данной ткани или органа и таким образом закрепляют определенную альтернативу, обязывая эту структуру принять одну из ряда форм, доступных ей ранее. Ген обеспечивает повторный отбор этой формы в каждом новом поколении. Примером служит раковина моллюсков, состоящая из молекул карбоната кальция, пронизанного сетью кератиноподобных белков. Атомы карбоната кальция определяют общую форму раковины. Белок лишь уточняет, будет ли раковина представлять собой длинную или короткую спираль или же большую или маленькую сферу.

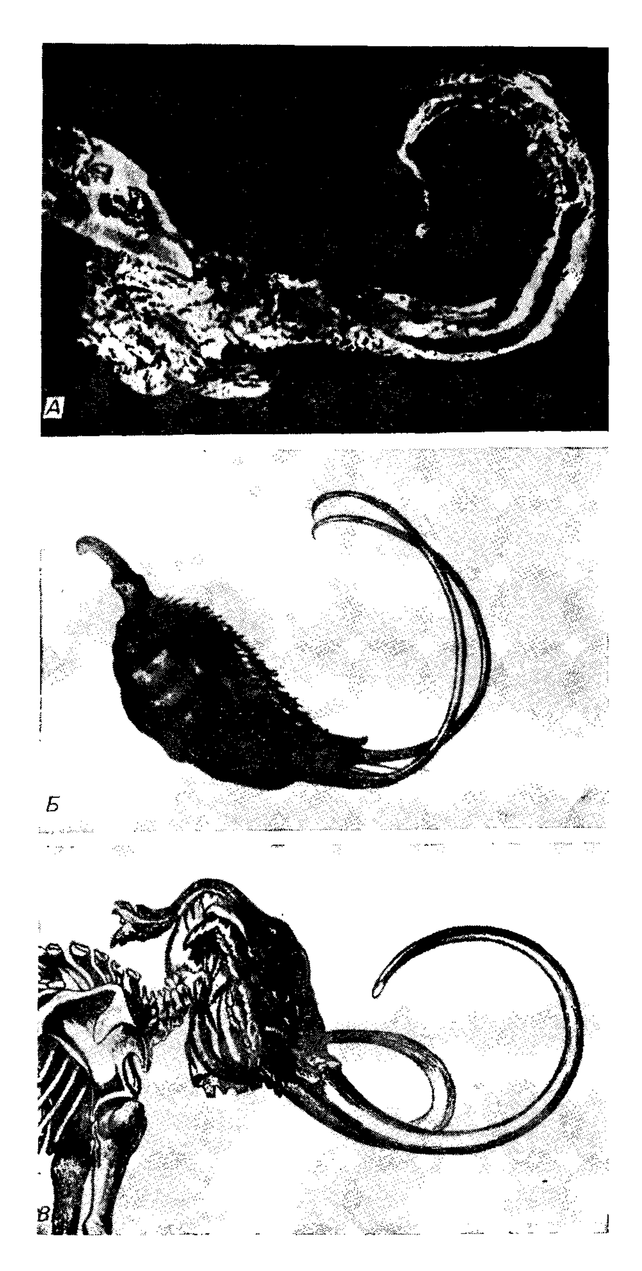


Рис. 3.10. Изогнутые выросты *А*. Минерал: самородки серебра обычно имеют изогнутую форму (Ehrhardt, 1939). *Б*. Растение: плод *Martynia lutea* (сем. Martyniaceae) (Heywood, 1978). *В*. Позвоночное: скелет мамонта, вымершего хоботного, обитавшего на севере Европы и в Азии (Pierantoni, 1944). Иллюстрация составлена автором.

Главная составляющая — постоянство, а не изменчивость

Для дарвинизма и неодарвинизма главным компонентом эволюции служит изменчивость. Постоянство формы и функции они относят к компетенции наследственности. Этим и объясняется создание концепции наследственности как понятия, обособленного от понятия эволюции. Кроме того, считается, что изменчивость случайна и происходит во всех возможных направлениях.

Всякий раз, когда эмбриологи, анатомы или палеонтологи подчеркивают постоянство формы или функции на протяжении эволюции, защитники современной синтетической теории обходят это, выдвигая на первый план изменчивость.

Между тем представляется, что фундаментальная роль в эволюции принадлежит процессу, обратному тому, которому до сих пор придавали первостепенное значение. Самое главное — это основная структура, сохраняющая постоянство, потому что именно она содержит ключ к тем типам изменчивости, которые могут быть допущены.

Если бы в основе эволюции лежала беспорядочная изменчивость, эволюция была бы невозможна. Если бы изменения не ограничивались строгими рамками некоего основного «каркаса», они приводили бы к полной дезинтеграции при каждой новой модификации. Ни одна черта организации не могла бы выдержать такой хаотичный процесс. Поэтому-то эволюцию можно понять только в том случае, если сначала проанализировать происхождение того жесткого каркаса, который породил постоянство.

На биологическом уровне не возникло ничего принципиально нового

Согласно общепринятой точке зрения, каждая биологическая форма — это некая новация (Mc Menamin, 1987). Однако каждый уровень эволюции зависит от предыдущего. Ни одна структура или функция не возникает заново. Становится очевидным, что каждая структура или функция свойственна одной из предыдущих форм, у которой она представлена в более простом состоянии. Новый уровень эволюции возникает путем комбинирования исходных компонентов. Отсюда следует, что с началом биологической эволюции ничего существенно нового не появилось. То, что представляется нам новым, — результат специфических комбинаций, кажущихся совершенно неродственными лишь потому, что они очень жестко канализированы и

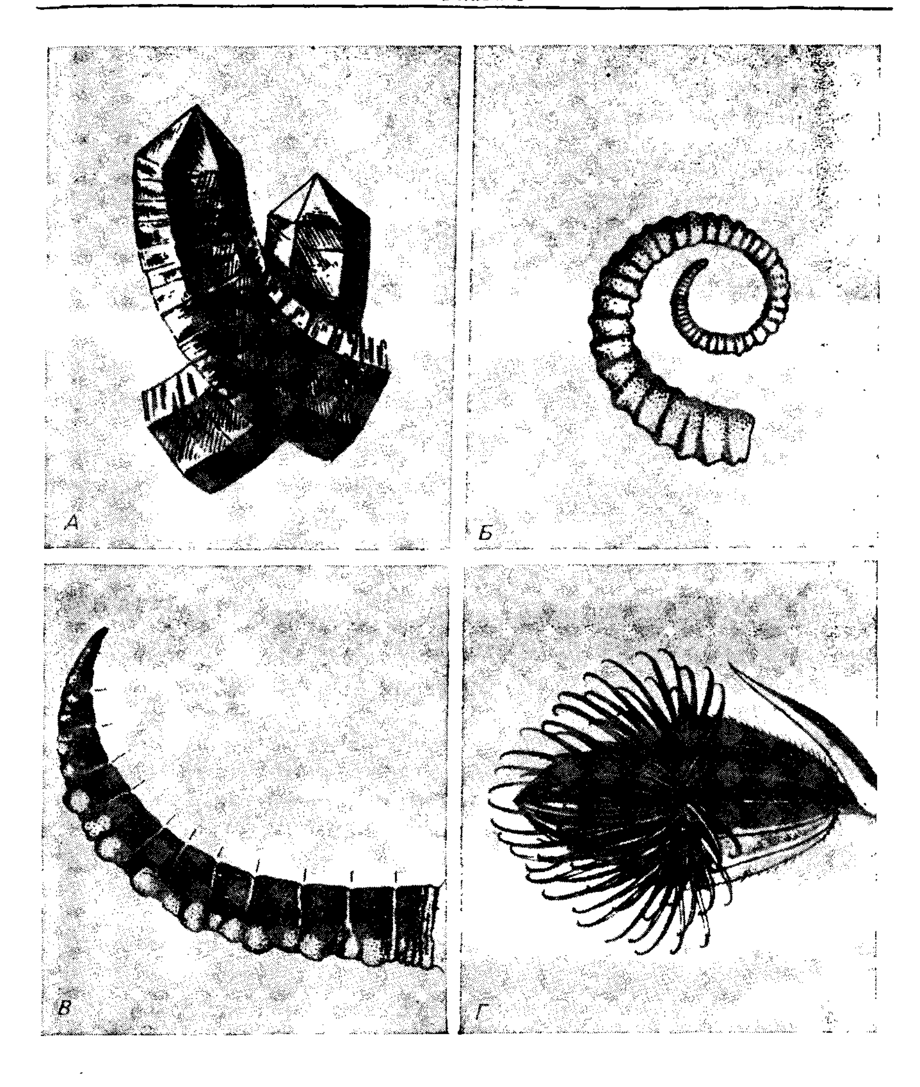


Рис. 3.11. Роговидные структуры *А*. Минерал: изогнутые стопки кристаллов хлорита — сложного силикатного минерала, сходного по своей структуре со слюдами (Desautels, 1968). *Б*. Беспозвоночное: аммоноид *Spiroceras* из юрских отложений (Clarkson, 1982). *В*. Позвоночное: рог альпийского козла (*Capra ibex*) (Reichholf, 1984). *Г*. Растение: плод репейника (*Agrimonia odorata*), цветоложе которого покрыто крючочками (Heywood, 1978). Иллюстрация составлена автором.

заключены в узкие рамки направлений изменчивости, число которых ограничено (см. гл. 10 и 11).

Число клеточных типов в организме человека не превышает 260 (Lima-de-Faria, 1980b). Кроме того, все эти клетки являются производными четырех основных тканей: эпителиальной, соединительной, мышечной и нервной (Craigmile, 1975). Таким образом, в основе достаточно сложных паттернов лежит всего несколько простых форм (рис. 3.12).

То, что мы называем случайностью в физике и биологии, на самом деле отражает недостаток знаний; неупорядоченность атомов способна перейти в упорядоченность

Второй закон термодинамики многократно подвергался сомнениям и критике, однако он продолжает играть важную роль в физике. Причина этого в том, что, несмотря на выявление свойственных ему ограничений и недоверие к его обоснованности, было очень трудно продемонстрировать, что из атомной неупорядоченности может получиться упорядоченность. Однако теперь это удалось показать в целом ряде экспериментов.

Когда Больцман в 1872 г. сформулировал свои принципы термодинамики, физик Дж. Лошмидт был одним из немногих, кто в то время не соглашался признать его утверждения убедительнымн. Он указывал, что движение атомных частиц симметрично во времени. Вследствие этого любая система, переходящая из упорядоченного состояния в хаотичное, должна быть способна возвращаться к упорядоченности, изменяя на обратный импульс каждой частицы без изменения кинетической энергии системы в целом.

Брюер и Хан (Brewer, Hahn, 1984) в ряде экспериментов показали, что фотоны и такие атомные частицы, как протоны, могут вернуться из неупорядоченного состояния в упорядоченное. В этих процессах участвуют ядерно-спиновое эхо и фотонное эхо. Это явление можно проиллюстрировать примером на макроуровне (рис. 3.13). Скрытую упорядоченность частиц красителя можно наблюдать при смешивании полоски красителя с вязкой жидкостью в цилиндрическом сосуде. Если вращение сосуда, вызывающее смешивание, производить в обратном направлении, то диспергированные частицы воссоединяются сами по себе, восстанавливая изначальную упорядоченность.

Эти результаты показывают, что некоторые типы разупорядочения, вызываемые, по-видимому, случайными столкновениями, могут быть обращены.

Самоорганизация наблюдается также в химических реакциях, в которых участвует диффузия и которые протекают в пространственно неоднородных смесях (Atkins, 1984) (рис. 3.14).

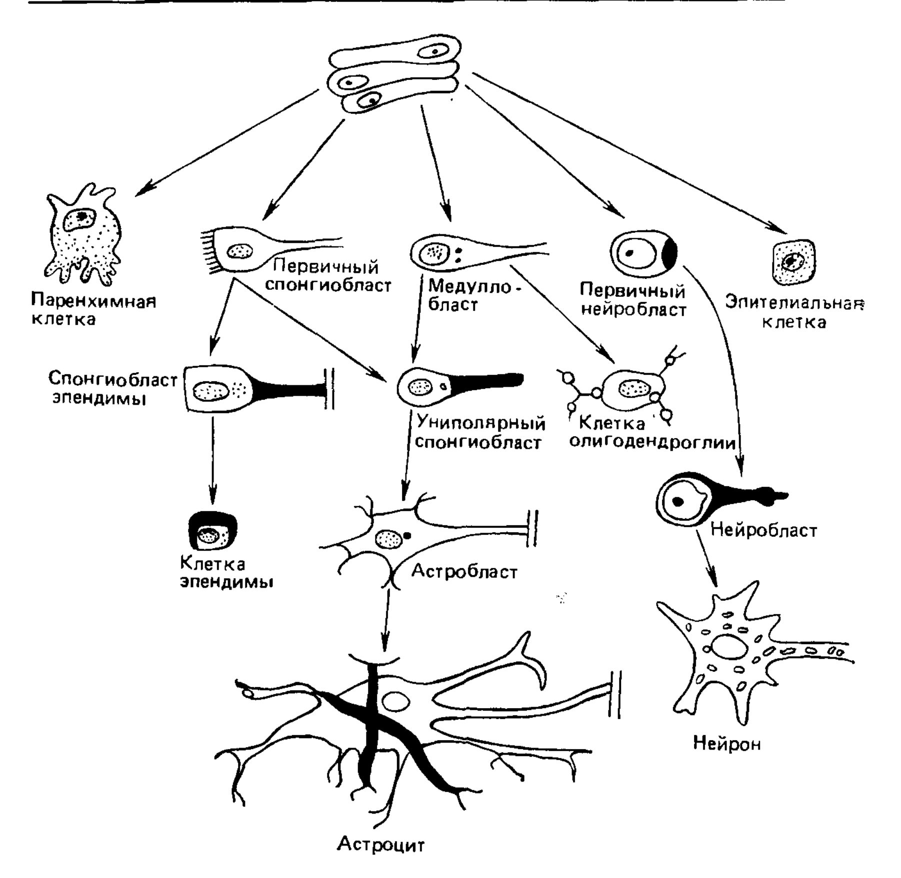


Рис. 3.12. Главные типы клеток, возникающие из нейральной эктодермы (по P. A. Weiss, из Sussman, 1964).

В биологическом мире канализация упорядоченности принимает форму самосборки, происходящей на всех уровнях — от макромолекул до организмов (см. гл. 13—15).

Даже статистики сомневаются в существовании случайности в прнроде. Колата (Kolata, 1986) указывает, что «большинство явлений, которые считают случайными, в конечном итоге не так уж случайны»; она приводит в связи с этим слова П. Дьякониса (P. Diaconis): «Если всмотреться попристальней, то все на свете не столь случайно, как это принято считать».

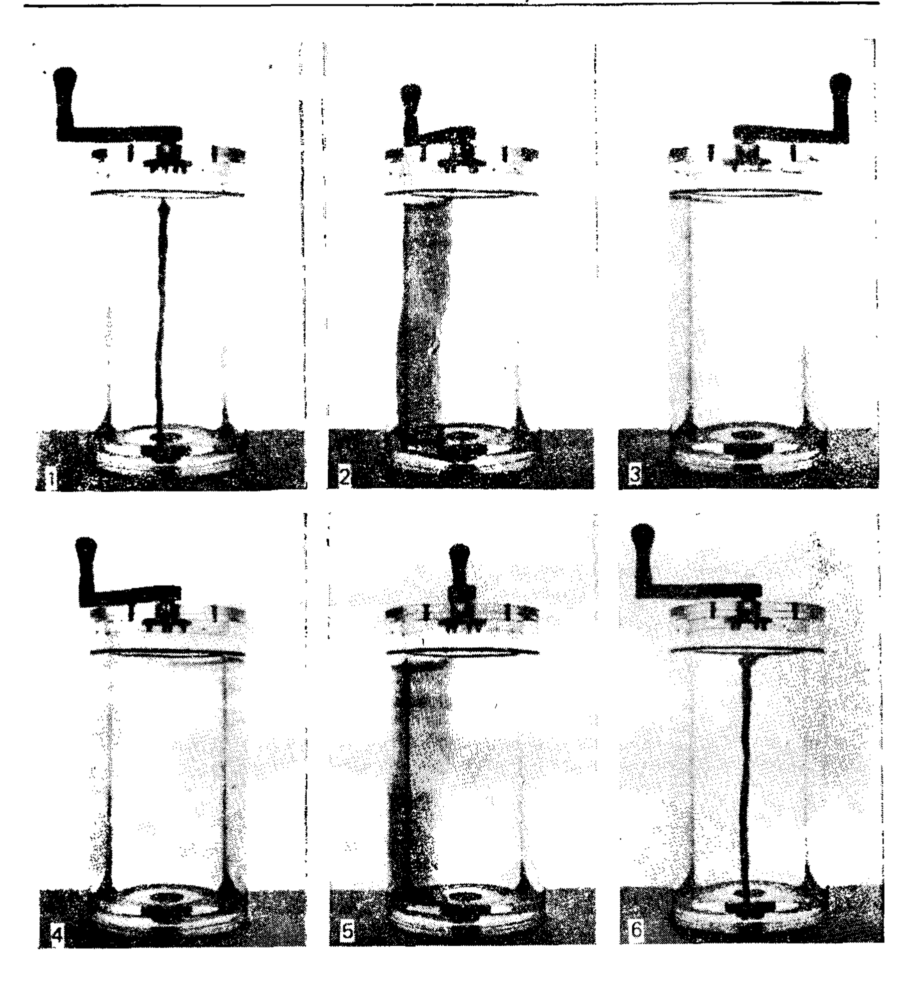


Рис. 3.13. Скрытая атомная упорядоченность, продемонстрированная с помощью прибора, состоящего из двух прозрачных пластмассовых коаксиальных цилиндров. Пространство между цилиндрами заполнено прозрачной вязкой жидкостью. В жидкость вводят полоску краски, частицы которой первоначально были расположены по одной линии (1). Наружный цилиндр неподвижен, а внутренний вращают (2) до тех пор, пока краска не будет полностью перемешана с жидкостью (3). Исходное линейное расположение утрачивается и частицы распределяются случайным образом. Если, однако, вращать цилиндр в обратную сторону (4 и 5), то линейное расположение частиц восстанавливается и полоска краски появляется вновь (6). (Brewer, Hahn, 1984).

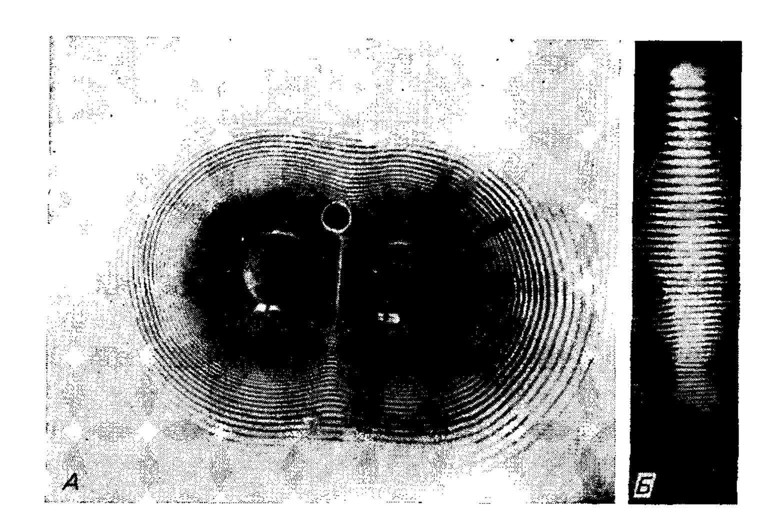


Рис. 3.14. Самоорганизация с образованием периодических структур — так называемые кольца Лизеганга. Происходит ритмичное осаждение по мере медленной диффузии нитрата серебра в желатине, содержащей хромат калия. *А*. Два центра диффузии в желатиновой пластинке. *Б*. Диффузия со дна пробирки, наполненной желатиной. (Weiss, 1939.)

Игральных костей, карт, параллельных линий и окружностей в природе не существует

Кости и карты придумали люди. Следует напомнить, что никто никогда не видел совершенно идеальную кость; все кости отклоняются от идеала, варьирует лишь степень отклонения. Точно так же никто никогда не видел колоды карт, созданной Природой. Карты не подогнаны друг к другу и все связи между ними сводятся к имеющимся на них абстрактным обозначениям, тогда как атомы и молекулы, которые мы находим в природе, соответствуют друг другу и непрерывно взаимодействуют между собой. Параллельные линии по определению сходятся только в бесконечности, и в живых организмах никогда нельзя встретить идеальные сферы. Статистика, основанная на этих абстракциях,— полезный инструмент, используемый учеными для упрощения изучаемых ситуаций. Это облегчает наблюдение за данным явлением, но не может заменить реальность: большинство людей не понимает этого.

Эйштейн без обиняков высказал свое отрицательное отношение к такому упрощению событий, заявив, что «Бог не играет в кости» (Clark, 1979).

Химические свойства молекул против случайности

Среди известных нам ферментов рибонуклеаза является одной из самых маленьких молекул: она содержит всего 124 аминокислотных остатка. Если у первого организма имелся фермент, молекула которого была еще меньше (содержала, например, 100 аминокислотных остатков), то вероятность его случайного возникновения равна 1 на $1{,}3 \cdot 10^{30}$. Холдейн (Haldane, 1965) считает такое событие невозможным. Он вычислил, что если бы можно было ежеминутно подвергать организмы испытаниям на протяжении 10^8 лет, то понадобилось бы 10^{17} одновременных испытаний, чтобы случайно получился нужный результат. Он указывает, что для такого события просто не хватило бы места, так как площадь поверхности земли составляет всего $5 \cdot 10^{18}$ см^2. Он полагает, что свойства молекулы были решающим фактором в рассортировке конфигураций, повышая шансы одних по сравнению с другими.

Иден (Eden, 1967), который анализировал аналогичные вероятности, пришел к следующему выводу: «Я полагаю, что при серьезном и доскональном анализе «случайного» с вероятностной точки зрения постулат случайности выглядит весьма неправдоподобным и что теория эволюции должна ждать открытия и объяснения новых законов природы — физических, физико-химических и биологических». Этому-то и посвящена теория автоэволюции.

Природа никогда не создавала монстров, потому что она не может их создать — этому препятствует автоэволюционная упорядоченность

Никто никогда не видел монстров. Люди говорят о них так, как если бы они были чем-то обыденным или их можно было бы встретить на каждом углу. Но монстры существуют только в воображении Голливуда или могли порождаться средневековым образом мышления.

Идея монстров уходит своими корнями в два ложных представления: 1) животные — скверные создания; 2) организмы развиваются в результате случайных процессов. Викторианская эпоха с ее жестокими войнами должна была дать разумное объяснение поведению людей, постепенно внушая им идею о том, что животные порочны от природы и что человек в своих агрессивных деяниях лишь подчиняется законам своих животных предков.

Поскольку в то время знания о физико-химических основах биологических процессов были весьма скудны, случайность представлялась простым и легким объяснением. Поэтому-то



Рис. 3.15. Несколько животных, описываемых как монстры. Среди них есть птицы, рептилии и млекопитающие. 3, 5, 6 и 8—10 — сиамские близнецы; 1, 2, 4 и 7 — животные с небольшими морфологическими отклонениями (Shepherd, 1939).

дарвинизм и пользовался таким успехом. Он превосходно соответствовал идеалам развивающегося индустриального общества XIX в., а широкое признание неодарвинизма в наши дни еще лучше соответствует установкам нынешнего общества потребления.

Современные исследования поведения животных показывают, что животные — не злодеи. Они нападают лишь в том случае, если им угрожают, и убивают обычно только с целью добыть пищу. Ни одна группа или сообщество животных не ведут войн, за возможным исключением некоторых видов муравьев

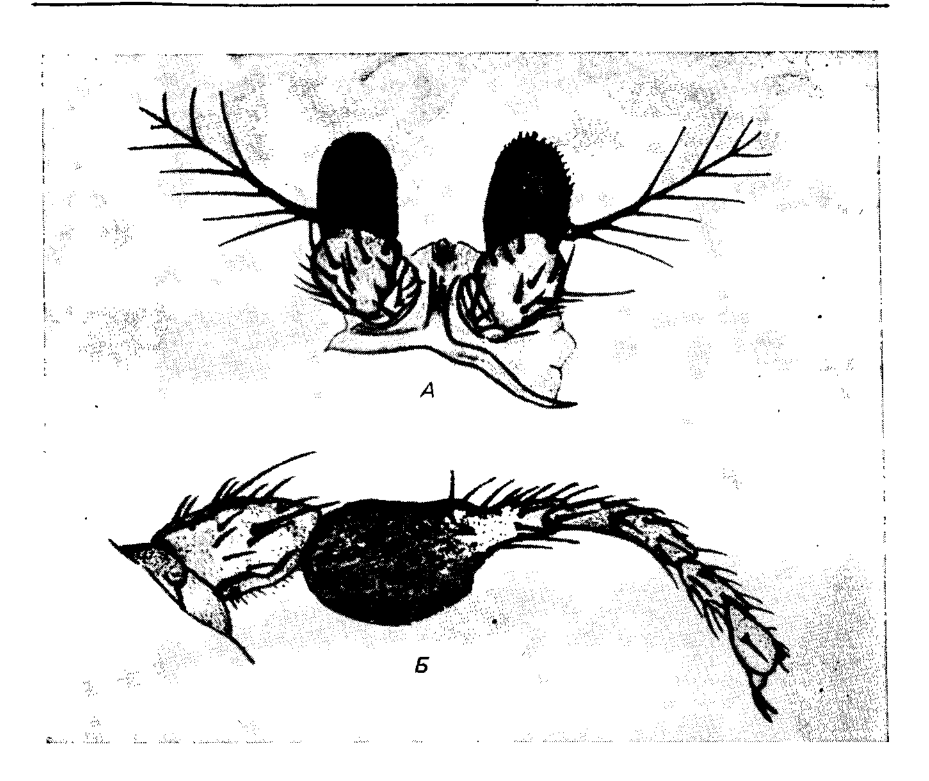


Рис. 3.16. Одна из мутаций у *Drosophila melanogaster*, в результате которой на голове вместо антенн развиваются ходильные ноги. По-видимому, мутация приводит к трансформации имагинальных дисков, из которых в норме образуются антенны, в диски, дающие среднюю из трех пар ног, имеющихся у мухи. *А*. Антенны нормальной мухи. *Б*. Голова мутантной мухи с выросшей на голове ходильной ногой (по Балкашиной, 1929, из Goldschmidt, 1938).

(McFarland, 1981). Итак, образ животного как жестокого и злобного создания не подтверждается современной наукой, а монстра всегда описывают как нечто жестокое и злобное.

Более важные аргументы, однако, дают биологические структуры. Если бы в изначальном строении клетки и организмов преобладала случайность, то монстры возникали бы ежедневно, потому что исходные компоненты могли бы складываться в новые формы без всякой упорядоченности, а в таком случае могла бы появиться любая несоразмерная структура. Тот факт, что в природе никто никогда не встречал монстров — решающий довод против концепции случайности в построении биологических организмов. Организованная Природа может

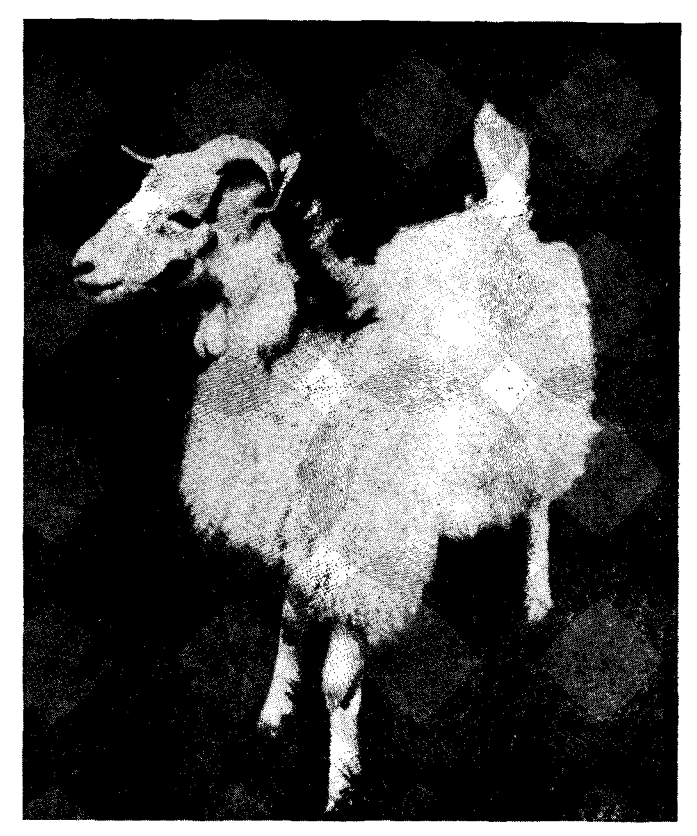


Рис. 3.17. Химера овца — коза, полученная сращиванием одного эмбриона овцы с тремя эмбрионами козы на стадии 8 бластомеров. О том, что это химера, свидетельствуют следующие признаки: 1) мозаичное распределение в шерстном покрове участков двух разных типов; 2) козлиные рога, закрученные наподобие бараньих; 3) содержание в крови форменных элементов козы и овцы.

порождать только организованные комбинации и только такие, которые гармонируют с уже существующими структурами. На протяжении многих геологических периодов эволюция создавала только гармоничные организмы.

Можно было бы считать монстрами животных, получающихся в случаях тератогенеза (рис. 3.15). Сиамских близнецов, сросшихся в области позвоночника, или людей с «лишними» пальцами иногда называют «уродами», но их аномалии — всего лишь результат задержки и нарушений основных биологических процессов. Точно так же насекомое, у которого в результате мутации на месте антенны оказалась нога, нельзя

считать монстром, поскольку в такой структуре нет ничего нового (Gehring, 1985; Vines, 1985). Обе структуры одинаково упорядочены. Просто иога оказалась на другом сегменте (рис. 3.16). Это трансформацня того же типа, как и та, в результате которой у многоножки число ног равно 96, а не 6, как у насекомых.

Ни у одной из этих форм нет вредных или случайных элементов; это просто упорядоченные комбинации.

Несколько лет назад был проведен эксперимент, доказывающий справедливость этого утверждения. В результате сращения зародышей овцы и козы была получена химера, достигшая стадии взрослого животного (рис. 3.17). У этого животного были козлиные рога, изогнутые наподобие бараньих, его шкура представляла собой мозаику из участков с длинной и короткой шерстью, а кровь содержала козьи и овечьи эритроциты. Химера выглядела вполне нормально и гармонично (Fehilly, 1984).

Монстров не существует, н они не могут быть созданы, потому что этому препятствует строго упорядоченное строение живых организмов. В процессе индивидуального развития и в процессе эволюции допускается появление только гармоничных комбинаций, соответствующих уже имеющимся структурам.

Предшественники изоморфизма и изофункционализма

Идея о единстве основного плана строения тела животных уже высказывалась многими биологами. О единстве плана строения говорил не кто иной, как философ и естествоиспытатель Гёте (1749—1832). Он постулировал существование архетипа — единственного типа растений, от которого произошли все другие. Зоолог Ж. Сент-Илер (1772—1844) утверждал, что имеется некий общий план строения животных, проявляющийся в чертах сходства между беспозвоночными и позвоночными.

С. Ледюк (S. Leduc, 1911) показал, что в простых смесях химических веществ могут возникнуть формы, которые встречаются у клеток, тканей и организмов; эти формы закладывают основу морфогенетического звена, связывающего между собой неорганическую и биологическую эволюцию. Томпсон (Thompson, 1917) продемонстрировал структурное сходство, которое можно выразить математически и которое переходнт из неорганического мира в биологический, вплоть до человека. Сравнительно недавно тот же вопрос вновь был поднят Уайтом (White, 1965) и Ридлем (Riedl, 1978). Их работы обычно игнорируют или упоминают в качестве курьезов, поскольку они не соответствуют общепринятым взглядам.

Часть II

Три эволюционных процесса, предшествовавших биологической эволюции и канализировавших ее

Глава 4

Автономная эволюция элементарных частиц

Физико-химический импринт и его значение для канализации путей последующей эволюции

Теперь нам нужно изучить и определить следующее.

1. Характер импринта, налагаемого физико-химическими процессами на первоначальное строение клетки. *Наложением импринта* я называю способ или механизм воздействия, придающий эволюции определенные черты, так что их проявления не могут быть стерты последующими событиями.

2. Степень, в которой импринт стал неотъемлемым компонентом последующей эволюции организма.

3. Степень, в которой физико-химические факторы импринта канализировали и направили эволюции неорганическую и биологическую.

Упорядоченность в системе элементарных частиц

Элементарные составные части материи не являются статичными образованиями. Когда в 1897 г. Дж. Дж. Томпсоном был открыт электрон, его рассматривали как стабильную частицу, не имеющую предшественников. Это открытие привело к представлению о том, что атом состоит из ядра, окруженного электронами. Согласно Резерфорду такую модель атома можно было представить как миниатюрную планетную систему. В те годы общепризнанной была электромагнитная теория света, и вскоре стало очевидным, что при вращении вокруг ядра электроны должны непрерывно терять энергию и в конечном счете уничтожиться, упав на ядро. Проблема стабильности атома и его изменения еще более усложнилась после открытия явления радиоактивности.

Согласно классической физике все процессы протекают непрерывно. Гипотеза Планка об испускании энергии дискретными порциями — квантами — произвела настоящую революцию. Она явилась вторым шагом в развитии представления об упорядоченности структуры атома. Вскоре Эйнштейн показал, что свет распространяется не только в виде непрерывных волн, как

тогда считали, но в то же время и квантами энергии, которые он назвал фотонами.

На основании этих двух открытий Бор предложил новую модель атома, еще более упорядоченную. Бор ввел два основных ограничения: 1) электрон может вращаться не по любым траекториям, а только по немногочисленным разрешенным орбитам, находясь на каждой из которых, он обладает определенной энергией; 2) электрон может излучать энергию только спонтанно при переходе с более удаленной орбиты на менее удаленную (Amaldi, 1966).

Эти представления имеют важнейшее значение для понимания биологической эволюции. На этом уровне организации материи нет непрерывных изменений, и уже существуют ограничения, за пределы которых атомная структура выйти не может. Изменения происходят скачками и жестко ограничены заданными орбитами.

В физике элементарных частиц за последние двадцать лет было открыто очень много новых частиц. Все они различались по своим свойствам и между ними, казалось, не было ничего общего. В результате в теории наступил период разброда. Однако, как это часто бывало в ходе развития науки, по мере увеличения числа элементарных частиц и, казалось, все большей бессистемности сформировалась объединяющая теория и упорядоченность стала очевидной. Теперь большинство частиц классифицировано, и они могут быть отнесены к двум разным семействам: кваркам и лептонам. 1. Кварки входят в состав адронов. 2. Существуют два класса адронов: барионы и мезоны. Барионы образованы тремя кварками, а мезоны — парами кварк/антикварк. Протон и нейтрон относятся к барионам. 3. Электрон является лептоном. 4. Различиям между этими образованиями соответствуют изменения симметрии. Четкий вывод из всего этого был сделан Малвеем: «Чтобы построить наш мир, Природе нужны, помимо «лабораторий» физики высоких энергий, только одна пара кварков и одна пара лептонов» (Mulvey, 1979).

Элементарные частицы прошли свой путь эволюции

В начале 1970-х годов физика элементарных частиц и астрофизика объединились в стремлении познать происхождение и образование Вселенной. Это взаимодействие оказалось весьма плодотворным как для той, так и для другой области.

С одной стороны выяснилось, что возникновение и формирование Вселенной не было медленным и непрерывным, а представляло собой очень быстро протекавший, взрывоподобный процесс. Данные, указывающие на это, были суммированы Уейнбергом (Weinberg, 1977) в книге «Первые три минуты».

С другой стороны, если прежде считали, что элементарные частицы неизменны и изначально не родственны между собой, то теперь признано, что они образованы ранее существующими частицами, «происходят» от них, т. е. имеют предшественников, и у них была своя эволюция. Фон-Бейер (Von Baeyer, 1986) излагает это так: «Изучение материи превратилось в естественную историю. Физики обнаружили, что у материи есть собственная история — в истинном смысле этого слова». Считавшийся стабильным протон, возможно, распадается. Поисками экспериментального подтверждения предполагаемой неустойчивости протона заняты ученые многих лабораторий. Предшественниками протонов и нейтронов являются составляющие их кварки. Последним в свою очередь предшествовали другие частицы. В самом начале образования Вселенной, когда ее возраст не достигал и одной наносекунды, кварки, антикварки, электроны, позитроны, мюоны, тау-лептоны, нейтрино, векторные бозоны, глюоны и фотоны непрерывно и очень быстро превращались друг в друга.

Следует отметить и другой аспект этой эволюции. Количество гелия во Вселенной связано с числом различных видов нейтрино. Таких видов насчитывается три; возможно, существует и четвертый. Однако астрофизические данные свидетельствуют о том, что искать пятый вид нейтрино не имеет смысла; астрофизики уверены, что его не существует. Это означает, что эволюция элементарных частиц шла путем строгого ограничения числа реально встречающихся частиц (Von Baeyer, 1986). Не все возможные виды частиц могут существовать. Уже на этой изначальной ступени эволюции обнаруживается совершенно определенное ограничение, ведущее к канализации развития.

Идеальная симметрия, вероятно, существовала только в самом начале жизни Вселенной

Нигде в Природе мы не видим идеальной симметрии; встречаются только приближения к ней. Согласно Пейджелсу (Pagels, 1982), идеальная симметрия, как и наивысшая простота, проявляются только при сверхвысоких энергиях, недостижимых для человечества. Как указывает Пейджелс, «все реально наблюдаемые взаимодействия суть лишь асимметричные следы некогда идеально симметричного мира». Такой мир способен существовать только при энергиях столь высоких, какие могли быть лишь в первые наносекунды Большого Взрыва при рождении Вселенной.

Предполагается, что эволюция материи началась с полной симметрии и последовательно переходила к различным степеням асимметрии. Это приводит меня к рассмотрению следующих соотношений (рис. 4.1). С одной стороны, мы имеем кате-

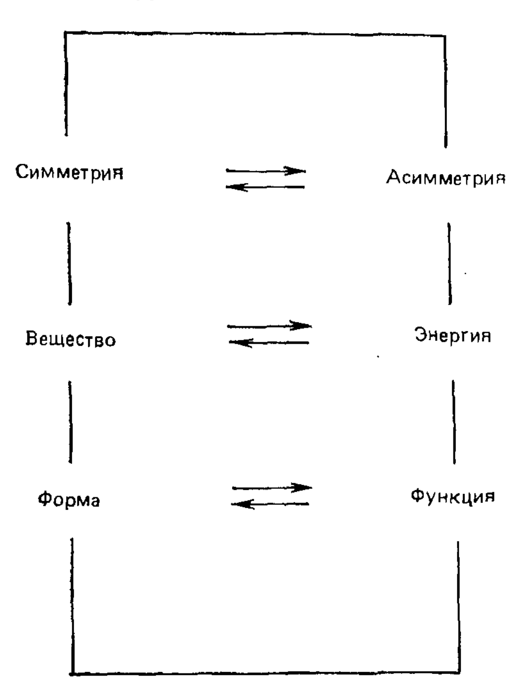


Рис. 4.1. Диаграмма, изображающая взаимосвязи и переходы между симметрией, веществом и формой, с одной стороны, и противостоящими им асимметрией, энергией и функцией — с другой. (Рисунок составлен автором.)

гории или, если можно так сказать, состояния, соответствующие сверхвысоким энергиям: симметрия, вещество, форма. С другой стороны, им противостоят антитетические категории: асимметрия, энергия, функция. Исходя из изложенного выше о физических состояниях, симметрия поставлена первой в этом ряду, затем идет вещество и, наконец, форма. Стрелки в обоих направлениях указывают на переходы каждой категории в свою противоположность. Вся эта концепция проистекает из хорошо известного соотношения Эйнштейна между веществом (массой) и энергией. Как мы увидим ниже (гл. 9), форму нельзя отделить от функции так же, как и функцию от формы. Конечно, здесь предложена только голая схема, но она поможет лучше понять взаимосвязи между указанными обобщенными свойствами материи.

Асимметрия свойственна уже элементарным частицам

Спиральная молекула ДНК может принимать правозакрученную и левозакрученную конфигурации. ДНК встречается в виде различных структурных форм, преимущественно правоза-

крученных (формы A—E). Однако при очень высоких концентрациях солей она образует левозакрученные спирали. Это Z-форма, названная так из-за зигзагообразного расположения сахаро-фосфатного остова молекулы (Wang et al., 1979; Cantor, 1981).

Все белки состоят из L-аминокислот, а клетки содержат в основном D-сахара. Оптическая активность биологических молекул, по-видимому, определяется свойствами образующих их более простых молекул, а в конечном счете — асимметрией атома углерода.

Результаты исследования многих новых элементарных частиц за последние двадцать лет показали, что нейтрино должны обладать либо «правым», либо «левым» вращением, поскольку ориентация их спина может соответствовать повороту либо по часовой стрелке, либо против нее. Оказалось, однако, что нейтрино обладают свойством так называемой странности (несохранения четности) — у существующих в природе нейтрино спин направлен только в сторону, отвечающую «левому» вращению. Таким образом, исключение одного из альтернативных вариантов, проявившееся позднее в образовании только L-аминокислот, обнаруживается уже у L-нейтрино — на стадии возникновения вещества (Pagels, 1982). Это означает, что асимметрия макромолекул имеет более глубокие корни, чем строение атома углерода, и их следует искать в мире элементарных частиц.

Основой эволюции элементарных частиц является их соединение

Биологическое вещество образуется путем соединения молекул, которые в свою очередь представляют собой комбинации атомов. Атомы состоят из протонов, нейтронов и электронов. Процесс соединения прослеживается и дальше. Протоны и нейтроны, видимо, состоят из элементарных частиц, названных кварками. Протон состоит из двух верхних кварков и одного нижнего, а нейтрон — из одного верхнего кварка и двух нижних (Mulvey, 1979).

Считают, что взаимодействиями между лептонами и кварками определяется природа четырех видов сил: гравитационных, электромагнитных (связывающих ядра с электронами в атоме), сильных взаимодействий (ответственных за взаимодействие протонов и нейтронов в ядре) и слабых взаимодействий (при которых происходит распад ядер радиоактивных элементов). Считается, что слабые взаимодействия и электромагнитные силы имеют общую природу (Haber, Kane, 1986).

Принципы, лежащие в основе эволюции элементарных частиц

Исходя из современного состояния физики частиц, можно заключить, что эволюция элементарных компонентов материи подчинялась следующим принципам.

1. Элементарные частицы прошли свой эволюционный путь и имели своих предшественников.

2. Эволюция эта протекала в основном с чрезвычайно большой скоростью, взрывоподобно.

3. На эволюцию уже изначально были наложены строгие ограничения, которые канализировали процесс.

4. Более крупные частицы образовывались путем соединения элементарных частиц в пары или в группы.

5. В образовании новых частиц участвуют структуры и антиструктуры.

6. В эти процессы заложены принципы симметрии.

7. Изменчивость обусловливается в основном разным комбинированием частиц.

8. Изменения происходят скачкообразно.

9. Ограничения налагаются уже на первичные структуры: электроны могут находиться только на строго определенных орбитах, число видов нейтрино ограничено.

10. Среди элементарных частиц обнаруживается более высокая степень упорядоченности, чем ранее предполагалось.

Эти принципы крайне важны для понимания биологической эволюции, потому что они уже на изначальном уровне задают закономерности и характер канализации, направлявшей все последующее развитие.

Глава 5

Физический импринт

Данные, которые прежде считались имеющими отношение лишь к физиологии растений и животных, теперь приобретают значение для понимания эволюции

Книги, посвященные вопросам эволюции, составляют внушительный список. Однако ни в одной из них, насколько я знаю, ни тяготение, ни магнетизм или электричество (если взять хотя бы только эти физические факторы) не рассматриваются в качестве основных механизмов, направляющих процесс развития. Полагают, что вся эволюция прокариот и эукариот направляется генами, а потому основные физические факторы упоминаются редко или вовсе не учитываются.

Вместе с тем в книгах по физиологии растений и животных такие явления, как действие гравитации на растения или влияние света на поведение животных, обсуждаются весьма подробно. Эти факторы, однако, исследователи рассматривают исключительно в рамках физиологии и не относят их к числу основных механизмов, направляющих эволюцию.

Каким образом явления, порождаемые на уровне элементарных частиц, направляли биологическую эволюцию

Мы часто забываем, что все физические явления суть результат взаимодействий на уровне элементарных частиц. Тяготение, магнетизм, свет, электричество, теплота порождаются взаимодействиями между частицами или атомами; первые два вида сил действуют между лептонами и кварками. Свет есть поток фотонов; электричество порождается потоком электронов; температура отражает скорость движения атомов. Покажем теперь, как эти процессы повлияли на бнологическую эволюцию у самых ее истоков и наложили физический импринт на каждое биологическое явление.

Восприятие силы тяжести растительными клетками

Большинство растений ориентировано по направлению к центру Земли. Восприятие гравитации наиболее явно выражено у растений в виде так называемого геотропнзма. Этим тер-

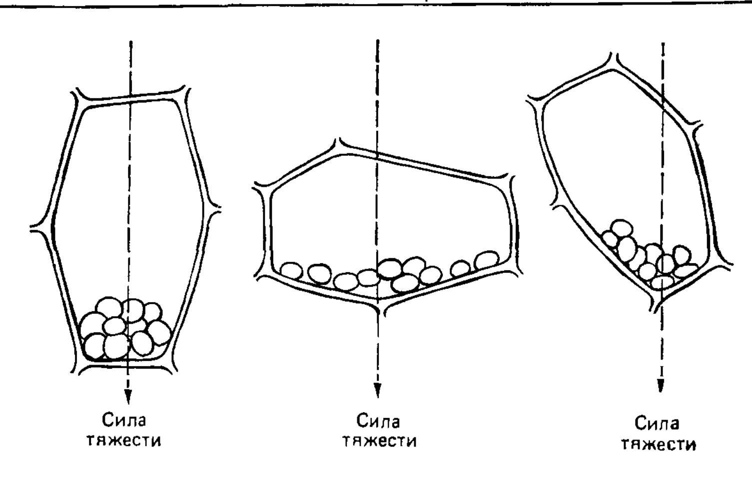


Рис. 5.1. Срезы растительных клеток в трех различных положениях, иллюстрирующие влияние силы тяжести (Hawker, 1932). В каждом случае статолиты (амилопласты) осаждаются в нижней части клетки.

мином обозначают стимулируемые гравитацией движения в ходе роста. Главная ось растения (стебель) направлена вдоль линии силы тяжести. Стебли растут вверх от центра Земли (отрицательный геотропизм), корни, напротив, в сторону ее центра (положительный геотропизм). Как отмечали Уоринг и Филлипс (Wareing, Phillips, 1978), «растения должны обладать механизмом, различающим направление гравитационных сил». Было обнаружено, что георецепция, с одной стороны, и вызванные гравитацией перемещения зерен крахмала в растительных клетках — с другой, обладают сходными кинетическими характеристиками. Эти зерна, седиментирующие в гравитационном поле, обычно являются амилопластами; их именуют статолитами (рис. 5.1). Считают, что их седиментация и в стеблях, и в корнях вызывает повышение давления на клеточные стенки, что влияет на активность гормона роста (на его синтез, выделение и транспорт).

Ауксин в стеблях и корнях движется в направлении силы тяжести и концентрация его повышается в нижней части стебля, растущего поэтому вверх. У корней органом, чувствительным к гравитации, является чехлик; в нем образуются регуляторы, определяющие направление роста. Чехлик подавляет удлинение корня, а при горизонтальном его положении сильнее тормозит рост нижней его стороны; в результате корень изгибается вниз (рис. 5.2).

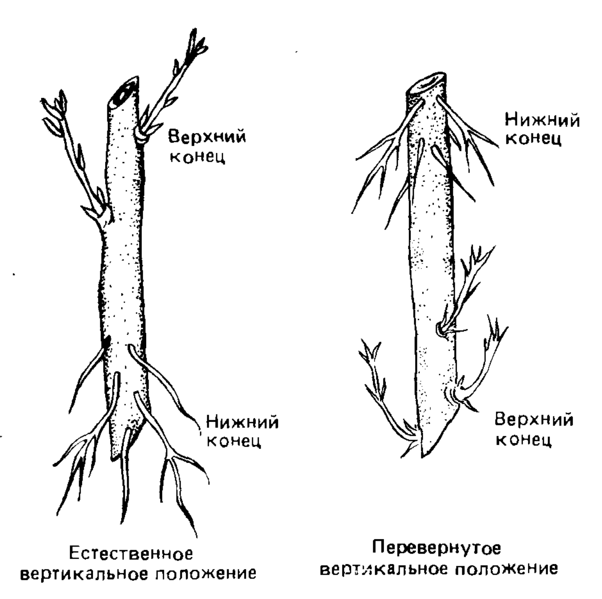


Рис. 5.2. Полярность при образовании корешков и побегов на обрубке ствола ивы, связанная с транспортом ауксина (Bidwell, 1979). На перевернутом обрубке корешки все так же растут в направлении силы тяжести.

Сила тяжести определяет полярность растения, которая в свою очередь определяет полярность его органов, а также зародыша

Из зиготы пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris*) не образуются две идентичные клетки, чего можно было бы ожидать, полагая, что обе они имеют одинаковую генетическую конституцию. Напротив, с самого начала их положение, размеры и форма различаются. Первая клетка занимает терминальное положение, мала и имеет форму, близкую к сферической; вторая — базальная крупная эллипсоидная клетка. Все будущее развитие определяется одним только первым делением: из терминальной клетки формируется бóльшая часть зародыша, тогда как базальная дает начало подвеску, или суспензору. У всех покрытосеменных наблюдается, с незначительными различиями, тот же ход развития, что и у *Capsella*.

Полярность раннего зародыша выявляется уже в яйцеклетке: плотность цитоплазмы на разных ее концах неодинакова. По-видимому, именно эта полярность неоплодотворенной растительной яйцеклетки и служит причиной неравного первого деления зиготы.

Этот вывод подкрепляется электронно-микроскопическими исследованиями цитоплазмы неоплодотворенного яйца *Capsella* (Schultz, Jensen, 1968). Его цитоплазматический конец, обращенный к микропиле, содержит более плотную цитоплазму и ядро, тогда как в халазальном конце имеются крупные вакуоли. Именно более плотная цитоплазма переходит в клетку, дающую начало зародышу, а из конца, содержащего вакуолизированную цитоплазму, образуется клетка, из которой формируется подвесок.

Полярность растения определяется силой тяжести; вдоль этих силовых линий ориентированы семязачаток в цветке (халазальный конец направлен вниз) и яйцеклетка в семязачатке. Внутри яйцеклетки вакуоли как более легкие структуры (т. е. менее подверженные действию силы тяжести) находятся вверху. Таким образом, элементарный физический фактор — гравитация, — не имеющий отношения к генетическим механизмам, создает эту последовательность условий, которые направляют клеточную дифференцировку.

Слоистость расположения по удельному весу макромолекулярных компонентов в оплодотворенном яйце у животных и ее значение для последующей дифференцировки клеток

В яйце животных часто наблюдается слоистое расположение цитоплазматических компонентов: гранул, желтка, пигмента. У многих видов эти компоненты различаются по удельному весу: они расположены симметрично относительно оси яйца, находящегося во взвешенном состоянии так, что его ось вертикальна и один из полюсов находится наверху (Wilson, 1976).

В яйцах пресмыкающихся и птиц сравнительно тяжелый желток располагается главным образом в одном из полушарий. У яйца, находящегося во взвешенном состоянии, это полушарие под действием гравитации обращено вниз. С икринками лягушек был проведен простой опыт, иллюстрирующий ключевую роль гравитации в формировании клеточной структуры. Яйца лягушки могут свободно вращаться и в естественном положении ориентированы вегетативным полюсом вниз. Если яйцо перевернуть, оно возвращается в нормальное положение. Если же этому воспрепятствовать и задержать яйцо в перевернутом состоянии, то более тяжелый желток начнет перемещаться вниз, а более легкое содержимое — вверх (Needham, 1950).

Особенно важным аспектом способности гравитации направлять развитие является то, что полярность яйца определенным образом связана с последующим формированием тела. Из верхнего полушария обычно образуется эктобласт, или эк-

тодерма (наружный зародышевый листок), а из нижнего — энтобласт, или энтодерма (внутренний зародышевый листок).

Слои содержимого неразделившегося яйца *Ascaris* сопоставляли с будущей функцией различных тканей и органов тела. Отдельные слои дают начало эктодерме, мезодерме и энтодерме, а из промежуточного слоя, по-видимому, формируется первичная половая клетка (Beams, Kessel, 1974).

Действие силы тяжести на различные компоненты клетки создает ту основу, которая определяет пути дифференцировки будущего организма.

Информационные макромолекулы определенным образом распределяются относительно оси яйца

Мощным стимулом к развитию экспериментальной эмбриологии и биохимии морфогенеза послужили три открытия. В развивающемся яйце обнаружили: 1) четко выраженную полярность; 2) структурные градиенты; 3) поля дифференцировки. Долгое время корреляция этих свойств с конкретными молекулярными процессами была затруднена, и на них не обращали особого внимания. Сейчас появляется все больше данных, свидетельствующих о том, что родительские РНК в яйцах и зародышах располагаются в соответствии с полярностью яйца и распределены в нем в соответствии с теми или иными градиентами.

Выявление специфичных мРНК на срезах яиц и зародышей асцидии *Styela* путем гибридизации in situ с препаратами клонированной ДНК показало, что некоторые родительские РНК распределяются в цитоплазме яйца неравномерно (Jeffery, 1984, 1985). Согласно известному описанию Конклина (см. Wilson, 1925), в яйце этого вида имеются три по-разному окрашенных компонента цитоплазмы; они располагаются определенным образом относительно осей зародыша и при последующем развитии образуют: 1) эктоплазму; 2) эндоплазму; 3) желтый серповидный слой. Из этих частей яйца происходят соответственно эктодермальная, эндодермальные (и некоторые эктодермальные) и мезодермальная линии клеток. Оказалось, что гистоновая мРНК распределяется в яйце равномерно, тогда как актиновая сконцентрирована в основном в эктоплазме и в желтом серповидном слое (рис. 5.3).

В цитоплазму вегетативного полюса яиц *Xenopus* вводили полиадениловую РНК. Эта экзогенная РНК распространяется от вегетативного полюса вдоль анимально-вегетативной оси, формируя концентрационный градиент. Этот градиент образуется в результате активной миграции экзогенной РНК в вегетативное полушарие в промежутке времени между оплодо-

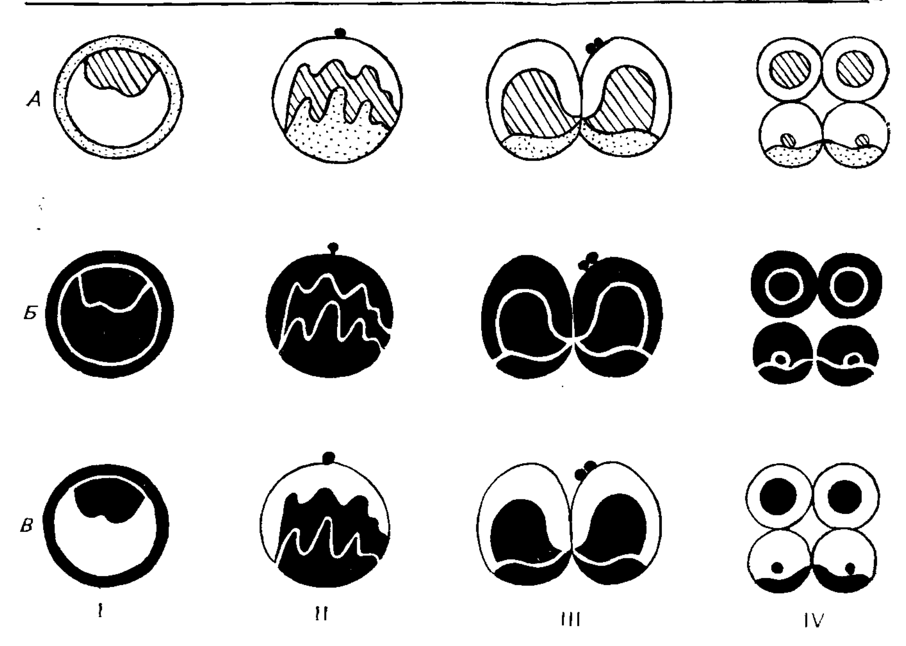


Рис. 5.3. Локализация матричных РНК в определенных частях цитоплазмы яиц асцидии (Jeffery, 1985). Части цитоплазмы (*А*): эктоплазма (заштрихована), эндоплазма (светлая область) и желтый серповидный слой (точки). Гистоновая мРНК (*Б*) распределена между частями цитоплазмы равномерно, тогда как актиновая (*В*) — неравномерно. Стадии развития: I — неоплодотворенное яйцо, II — зигота, III — двухклеточная стадия, IV — четырехклеточная стадия.

творением и первым делением дробления (Сарсо, Jeffery 1981; Carpenter, Klein, 1982). Таким образом, на уровне специфичных РНК получены подтверждения того, что информационные макромолекулы распределяются относительно оси яйца в соответствии со структурными градиентами.

Влияние гравитации на формирование органов животного

Гидроид *Antennularia antennina* состоит из вертикального ствола, у основания которого имеются столоны, растущие «к центру Земли», т. е. в направлении гравитационных сил. На боковой поверхности центрального ствола образуются полипы. Если отрезать сегмент ствола и перевернуть его на 180°, то столоны будут регенерироваться только на обращенном к земле нижнем конце, а на верхнем будет нарастать ствол. Если сегмент расположить горизонтально, то столоны будут расти на стороне ствола, обращенной вниз, а посередине сегмента появится новый ствол, растущий вверх (рис. 10.3).

Для этого беспозвоночного тяготение является фактором, определяющим и место образования его органов, и направление их роста.

Непрерывное реагирование тела животного на гравитацию

Так называемые органы равновесия — это группы специализированных клеток, которые у животных воспринимают силу тяжести и позволяют организму ориентироваться относительно ее направления. Они имеются у простых беспозвоночных — медуз; их называют статоцистами.

Орган представляет собой полость, выстланную изнутри ресничными клетками, соприкасающимися со статолитом. Им может быть песчинка или крупинка известковой конкреции. Статолит может быть секретирован эпителием статоциста или захвачен животным из внешней среды.

Электрофизиологическая регистрация импульсов от нервных волокон, контактирующих со статолитом статоциста у омара, показывает, что если животное наклоняют, то каждая клетка статоциста отвечает максимальным разрядом, когда она находится в некоем оптимальном положении. Сенсорная реакция на перемещение вызывает рефлекторные движения конечностей, возвращающие животное в нормальное положение относительно направления гравитационных сил (Horridge, 1968).

У позвоночных органы, ответственные за постоянное поддержание равновесия в поле тяжести, находятся во внутреннем ухе. Они состоят из трех полукружных каналов, заполненных эндолимфой и расположенных во взаимно перпендикулярных плоскостях. При движении или изменении положения головы и тела в пространстве эндолимфа в каналах перемещается, отклоняя волоски чувствительных клеток. Сенсорные сигналы от этих клеток передаются мозжечку и вызывают рефлекторные движения, с помощью которых животное контролирует свое положение относительно вертикальной оси (Beck, 1971).

Барорецепторы человека воспринимают и оценивают изменения силы тяжести

Мало кого подвергали таким основательным физиологическим обследованиям, как астронавтов, участвовавших в космических полетах. В частности, тщательно регистрировались физиологические последствия уменьшения силы тяжести или полной невесомости. Организм человека противодействует силе тяжести, иначе эта сила вызвала бы прилив крови к ногам при вставании из лежачего положения. Мозг обескровился бы, если бы не было барорецепторов, ощущающих кровяное давле-

нне, оценивающих его и в нужный момент посылающих соответствующие сигналы. Последние вызывают две реакции: учащается сердцебиение и сужаются сосуды в нижней части тела. В результате в мозге и в нижних конечностях поддерживается одинаковое кровяное давление (De Camply, 1986).

Гравитация влияет на поведение животных

Как известно, одним из компонентов поведения животных и человека, имеющим и генетическую, и социальную природу, является язык. Обычно, однако, упускают из вида, что на этот компонент (по крайней мере у некоторых животных) влияет и чисто физический фактор.

Танец медоносных пчел (*Apis mellifera*), являющийся по сути дела своеобразным языком, непосредственно определяется гравитацией. Пчела после сбора пищи на цветах возвращается в улей и сообщает другим членам сообщества об источнике пищи. Указание направления к нему основывается на информации, полученной с помощью трех сенсорных процессов: 1) зрения (видение солнца и цветков); 2) чувства времени, определяемого внутренними биологическими часами; 3) восприятия силы гравитации с помощью сенсорных органов.

Эти органы расположены в двух областях: один между головой и грудью, другой между грудью и брюшком. Когда пчела прилетает к затененному улью, где не видно солнца, она переводит собранную в полете информацию на язык, использующий направление силы тяжести, а именно — горизонтальное направление полета относительно положения солнца изображается как направление танца в вертикальной плоскости относительно оси гравитации. Пчела в своем танце поднимается вверх, проявляя так называемый отрицательный геотаксис. Расстояние до источника пищи обозначается длительностью колебательных движений («вихляний») во время танца.

Упомянутые выше органы действительно функционируют как рецепторы гравитации: это показал анализ поведения пчел после перерезки соответствующих нервов (Lindauer, 1967). Такие пчелы полностью утрачивали способность к ориентированному танцу в улье (рис. 5.4).

Подобную способность к преобразованию ориентации на освещение в направление относительно силы тяжести обнаруживают и другие виды насекомых: муравьи (*Myrmica ruginodis*) и жуки (*Geotrupes silvaticus*). Существуют и различия в этом отношении между видами, показывающие, что механизмы восприятия гравитации у них неодинаковы. Эти наблюдения и опыты свидетельствуют о влиянии гравитации на поведение животных.

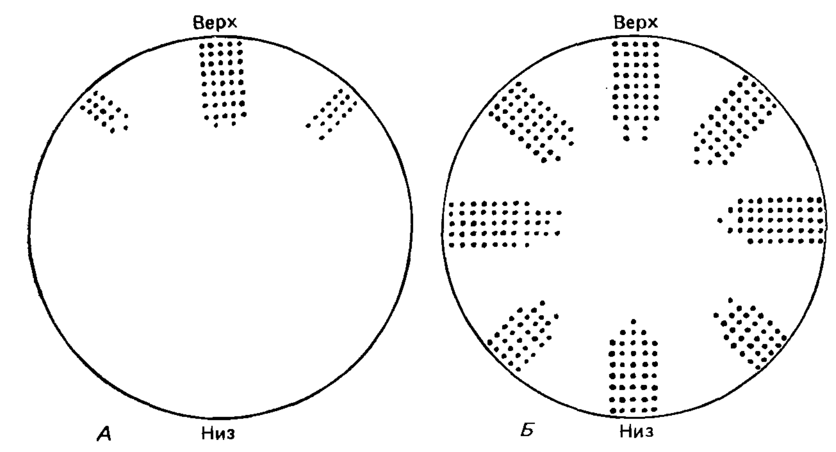


Рис. 5.4. Экспериментальное подтверждение роли шейных сенсорных органов как центров ориентирования по направлению гравитации (Lindauer, 1967). *А*. Нормальные пчелы в темноте бегут вверх по вертикальной стенке, проявляя геотаксис. Каждая точка показывает направление одного пробега. *Б*. После двусторонней перерезки nervus cervicalis пчелы передвигаются по той же стенке в случайных направлениях, не ориентируясь.

Свет и электромагнитное излучение

Спектр электромагнитного излучения весьма широк — он простирается от компонентов космических лучей (длина волн порядка 10^{-14} см) до радиоволн (длины волн порядка до 10^6 см). Видимый свет занимает узкую полосу в средней области спектра. Во Вселенной существуют два вида равномерно рассеянного излучения: рентгеновы лучи и микроволны. Рентгеновы лучи наполняют Вселенную диффузным свечением равной интенсивности во всех направлениях. Столь же равномерно распределены в пространстве и микроволны. Напротив, лучи видимой, ультрафиолетовой, инфракрасной и радиоволновой областей электромагнитного спектра в основном испускаются небесными телами: звездами и галактиками (Margon, 1983).

Микроволновое свечение считают реликтом Большого Взрыва, происшедшего при возникновении Вселенной. Происхождение фона рентгеновых лучей труднее поддается объяснению, но возможным их источником могут быть отдаленные квазары. Последние представляют собой квазизвездные объекты, которые в отличие от обычных звезд являются источниками интенсивных радиоволн и отдаляются от Земли с огромными скоростями.

Эти виды излучений уже присутствовали во Вселенной в период появления организованных форм жизни, и следует поэтому считать, что они внесли вклад в становление этих форм.

Фотоморфогенез

Путь к пониманию фотоморфогенеза открыло изучение светочувствительности семян латука. Семена эти прорастают при непродолжительным облучении их красным светом (660 нм), но последующее действие на них света крайнего красного участка спектра (730 нм) предотвращает прорастание. По-видимому, в семенах содержится фоторецептор, принимающий одну из двух конформаций; при одной он поглощает свет в окрестности 660 нм, а при другой — в крайней красной области спектра (Borthwick, 1952). Оказалось, что именно к такому внутримолекулярному переходу способен фитохром, существующий в двух альтернативных формах (Butler et al., 1959; Siegelman et al., 1968).

Система фитохрома регулирует широкую группу реакций различных растительных организмов: водорослей, мохообразных, папоротниковых, голосеменных и покрытосеменных. Из таких реакций можно отметить: появление листвы, удлинение междоузлия стебля, появление зачатков корней, прорастание спор (Kendrew, Frankland, 1976).

Для осознания того, что эволюцию детерминируют чисто физические факторы, важен следующий экспериментальный факт: эффекты светопоглощения в узких спектральных полосах проявляются не только в виде биологических реакций органов, но могут наблюдаться также на клеточном и молекулярном уровнях. К числу фотоморфогенетических реакций относятся также: подвижность хлоропластов, синтез ферментов, синтез антоцианина, изменения проницаемости мембран (Smith, 1975). Именно эти четыре вида процессов играют решающую роль в клеточной дифференцировке и эволюции (см. заключительный параграф гл. 5).

Растительные ткани способны проводить свет

Было показано (Mandoli, Briggs, 1982), что этиолированные ткани ряда растений функционируют подобно пучкам оптических волокон и способны проводить когерентные световые лучи на расстояние не менее 20 мм. Свет при этом распространяется вдоль тканей, претерпевая полное внутреннее отражение. Это показано для фасоли золотистой, овса, кукурузы. Даже кратковременное освещение кончика колеоптиля овса обычным светом может индуцировать морфогенез задолго до появления ростка из почвы. Проводят свет сами клетки, а не клеточные стенки.

Как стало известно с некоторых пор, достаточно освещать один только лист при определенных условиях, чтобы повлиять на все растение. Теперь можно объяснить это явление обнаруженными светопроводящими свойствами растительных тканей.

Растения способны «видеть» свет

Физиологи растений были вынуждены признать, что растения способны «видеть». Бьерн (Björn, 1973, 1980) подробно обсуждал сходства и различия растений и животных с этой точки зрения. Его работа озаглавлена: «Как растения видят». У растений нет ни глаз, ни нервной системы, но они обладают хорошо развитым «зрением». Животные с помощью зрения обнаруживают пищу, тогда как для растений свет сам по себе служит источником пищи. Различия же зрения животных и «зрения» растений заключаются в следующем.

Животные и человек с помощью зрения определяют положение предметов и наблюдают за их передвижением, но не очень успешно оценивают интенсивность света и его спектральный состав. Растения же получают с помощью зрения информацию четырех видов: 1) интенсивность света; 2) периодичность освещения; 3) спектральный состав света; 4) преимущественное направление его распространения.

Основной функцией хлорофилла является его участие в фотосинтезе, но он играет роль и в определении интенсивности света. Он влияет на открывание и закрывание устьиц на поверхности листа. Для оценки периодичности освещения растения используют фитохром. Другое соединение — криптохром — дает растению возможность улавливать направление лучей света. Его спектральный состав оценивается с помощью фикоцианина и аллофикоцианина.

Фотопериодизм регулирует размножение у растений

Явление фотопериодизма открыли Гарнер и Аллард (Garner, Allard, 1920). Соотношение длительности светлого и темного периодов суток определяет время цветения. По реакции на долготу дня выделяют три группы растений: растения короткого, длинного и нормального дня. Основная роль фотопериодизма заключается в инициации цветения — явления, имеющего решающее значение для воспроизведения вида. Кроме начала цветения фотопериодизм влияет и на другие процессы. Долгие дни способствуют росту корней георгина и побегов земляники.

Таким образом, размножением и ростом растений управляет простой физический фактор — свет.

Фотопериодизм регулирует размножение у животных

Продолжительность светового дня влияет на ряд сезонных физиологических реакций у беспозвоночных и позвоночных, включая млекопитающих. Длинные дни стимулируют окукливание у галлиц, откладывание яиц в диапаузе у шелковичного червя и созревание гонад у различных видов ящериц, птиц и млекопитающих (Danilevskii, 1965).

Короткие дни стимулируют развитие тли из оплодотворенных яиц, течку у ряда млекопитающих (De Loof, De Wilde, 1970). С продолжительностью дня связывают также миграцию птиц, зимнюю спячку животных, изменение окраски волосяного покрова у млекопитающих. Итак, свет обусловливает репродуктивные процессы и у высокоорганизованных существ — млекопитающих.

Температуру ощущают и растения, и животные

Пшеница — как озимая, посеянная осенью, так и яровая, посеянная весной, — зацветает следующим летом. Однако озимые пшеница или рожь, посеянные весной, не цветут. Установлено, что необходимым условием для цветения этих зерновых является пребывание их при низкой температуре (1—2 °С) во время прорастания или последующего развития.

Позднее было показано, что обработку холодом, требующуюся семенам озимой пшеницы, можно проводить искусственно непосредственно перед весенним севом. Этот прием, именуемый яровизацией, выгоден экономически. Он иллюстрирует решающее влияние температуры на развитие растений и на клеточную дифференцировку. После яровизации всем формирующимся в дальнейшем тканям передается новое физиологическое состояние. Оно не утрачивается при последующих клеточных делениях (Purvis, 1934, 1961; Lang, 1965).

У животных имеются специализированные клетки, чувствительные к температуре, — терморецепторы. Одни из них находятся на поверхности тела (в коже) и дают информацию о температуре среды; другие расположены во внутренних органах и управляют механизмами, регулирующими температуру тела у млекопитающих и птиц. Гремучая змея способна обнаруживать тепловое излучение мыши на расстоянии 40 см от нее, если температура тела мыши на 10° выше, чем температура среды (Bullock, Diecke, 1956).

Температура и канализация путей эволюции

Температура относится к числу факторов, влияющих на фотосинтез. Участвующие в нем ферментативные темновые реакции сильно зависят от температуры. Она влияет и на раскрыва-

ние устьиц у растений, считающееся защитным механизмом против перегрева. Зависят от температуры скорость роста органов растений и их движения. В ответ на ее изменения происходит раскрывание и закрывание цветка тюльпана (Went, 1956). Температура, как и свет, представляется решающим фактором в механизме регуляции роста и развития.

Температура влияет на пол у рыб

Считают, что пол определяется исключительно половыми хромосомами или их взаимодействием с аутосомами. Пол, таким образом, фиксируется при зачатии; соотношение полов у потомства составляет приблизительно 1 : 1. Однако пол может зависеть и от таких физических факторов, как температура. Обнаружено (Conover, Kynard, 1981), что у рыбы *Menidia menidia* формирование пола в критической фазе личиночного развития находится и под генетическим, и под температурным контролем. Отношения полов у потомства, полученного из яиц, которые выдерживали при двух температурных режимах — от 11° до 19 °С и от 17° до 25 °С — существенно изменялись. Было показано, что различные материнские генотипы значительно варьировали и расходились по своей реакции на температурную обработку. Такое же явление характерно для черепах и беспозвоночных (Morreale, 1982). Считается, что пол угря (*Anguilla*), у которого не идентифицированы половые хромосомы и отношение полов отклоняется от 1 : 1, как и у *Menidia*, определяется в основном внешними факторами (Wiberg, 1983).

Электрические свойства: электропроводность и ионная специфичность

Электрические свойства лежат в основе многих клеточных процессов; один из них — избирательное связывание ионов. Свободные ионы в растворе электростатически взаимодействуют с центрами связывания в макромолекулах и мембранах. Такие взаимодействия приводят к специфичному связыванию ионов, существенному для активации ферментов и для мембранного транспорта.

Электрические поля в растительных и животных организмах

Исследование передвижения молекул ауксина в тканях под действием гравитационных сил привело к обнаружению электрического потенциала, который появляется у стеблей и корней в горизонтальном положении. Разность потенциалов составляет от 5 до 20 мВ; нижняя сторона тканей заряжена положительно, верхняя — отрицательно. Причиной возникновения

электрического поля служит перемещение анионов диссоциированного ауксина (Gillespie, Briggs, 1961; Wilkins, 1975). Облучение красным светом приводит к быстрым изменениям электрического потенциала в ряде органов растений.

У животных электрические свойства и связанные с этим процессы выражены в значительно большей степени, чем у растений. У рыб имеются специализированные клетки — электрорецепторы, улавливающие электрические токи в окружающей морской воде. Электрорецепторы в значительной мере служат для ориентировки, коммуникации и для обнаружения добычи (Bennett, 1968). У электрического угря имеются специальные органы, состоящие из модифицированных мышечных тканей; они генерируют мощные электрические разряды. У электрических скатов рода *Torpedo* зарегистрированы электрические токи напряжением 200 В и мощностью 2000 Вт (Romer, Parsons, 1978).

Электрические токи влияют на клеточную дифференцировку

В ходе оплодотворения яйца возникает электрический ток. В большей части случаев полиспермия блокируется у яиц двумя способами: первый имеет электрохимическую природу, второй заключается в образовании белковой оболочки. Как только сперматозоид прикрепляется к поверхности яйца, возникает электрический ток длительностью около 30 с. Такое блокирование сходно с химическим механизмом реакции нервных клеток на возбуждающие импульсы. Поток ионов от сперматозоида проникает через ионные каналы в мембране яйца, потенциал которого из отрицательного становится положительным благодаря притоку ионов натрия. Электрическое блокирование длится достаточное время, чтобы предотвращать прикрепление других сперматозоидов до тех пор, пока не успеет образоваться белковая оболочка, более эффективно препятствующая полиспермия (Schatten, Schatten, 1983).

Яйца *Fucus* после оплодотворения высвобождаются в морскую воду. Ось полярности яйца еще до появления ризоида испытывает влияние физических факторов: будущая ризоидная сторона клетки становится электроотрицательной. В этот конец проникают ионы натрия и кальция, а в область таллома — ионы хлора, в результате чего через клетку проходит ток. Считают, что электрическое поле инициирует процесс дифференцировки (Lund, 1947; Jaffe, 1970).

Электрические токи и эмбриональное развитие

Возможно, роль электрических токов в эмбриональном развитии более велика, чем предполагалось. В слоях эпителия у куриных зародышей вследствие работы натриевого насоса

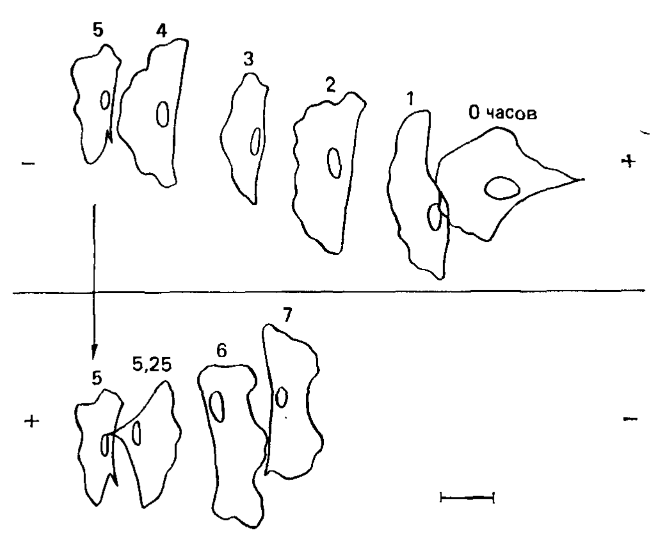


Рис. 5.5. Направленное движение эмбриональной клетки перепела в электрическом поле (*Nuccitelli, Erickson, 1983*). Клетка мигрирует к катоду в течение 5 ч. В момент переключения направления тока клетка начинает двигаться в обратную сторону — снова к катоду.

создается положительный потенциал, вызывающий трансэпителиальные электрические токи. Эти последние могут создавать предпосылки для движения клеток зародыша или направлять эти движения. Чтобы получить количественные данные о таком процессе, изучали подвижность зародышевых клеток перепела в электрическом поле (Nuccitelli, Erickson, 1983). У этих клеток обнаружилась неожиданно высокая чувствительность к слабым постоянным электрическим полям. Наблюдались три эффекта: 1) клетки ориентировались длинными осями перпендикулярно силовым линиям поля при градиентах напряжения от 150 до 600 мВ/мм; 2) клетки перемещались к катоду, а при обращении тока двигались в обратную сторону (рис. 5.5); 3) через один час пребывания в поле с градиентом 400 мВ/мм клетки удлинялись и ориентировались перпендикулярно силовым линиям. Средняя скорость миграции клеток составляла примерно 1 мкм/мин.

Эти опыты — одно из первых свидетельств миграции зародышевых клеток в электрическом поле; ранее такие же данные приводились для амеб, миксомицетов и лейкоцитов. Способность к миграции может иметь значение для ориентирования движений зародышевых клеток in vivo на различных стадиях развития. Сообщалось о наличии градиента напряжения между ооцитами и питающими клетками (Emanuelson, Arlock, 1985).

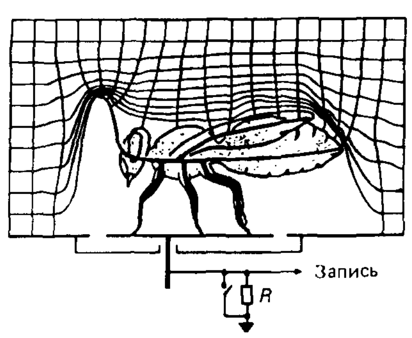


Рис. 5.6. Распределение силовых линий электрического поля вокруг тела насекомого (Warnke, 1979). Расположение эквипотенциальных силовых линий поля определяли вокруг насекомого, подсоединенного к отрицательному электроду и погруженного в камеру, заполненную четыреххлористым углеродом. В камере были подвешены сетки из нитей ацетатного шелка. При включении напряжения продольные нити располагались вдоль эквипотенциальных силовых линий.

Влияние электрических полей на поведение животных

При полете птицы и насекомые неизбежно испытывают на себе влияние электрических токов и сил, и в их теле индуцируются диполи. Аналогичным образом, испытывают влияние электрических токов и животные, находящиеся на земле. О влиянии электрических биополей на поведение животных свидетельствуют опыты самого разного рода (рис. 5.6) (Warnke, 1979).

Магнетизм; взвесь частиц в магнитных полях

Магнит — это любой кусок железа или другого материала, обладающий способностью притягивать железо или сталь; само же проявление такой способности называется магнетизмом. Силовые линии поля естественного магнита всегда сходятся к двум точкам. Все магниты — диполи, т. е. имеют две области противоположной полярности, называемые южным и северным магнитными полюсами. Высказывается предположение о существовании раздельных монополей, однако они пока не обнаружены (Parrigan Jr., Trower, 1982). Поскольку клеточное содержимое является водной фазой, представляют интерес также и свойства магнитных жидкостей. Эти последние во многих отношениях уникальны. Примером может служить взвесь частиц тонко измельченного магнетита в керосине. В ферромагнитной жидкости, помещенной в магнитное поле, возникают механические силы в результате действия поля на дипольные моменты твер-

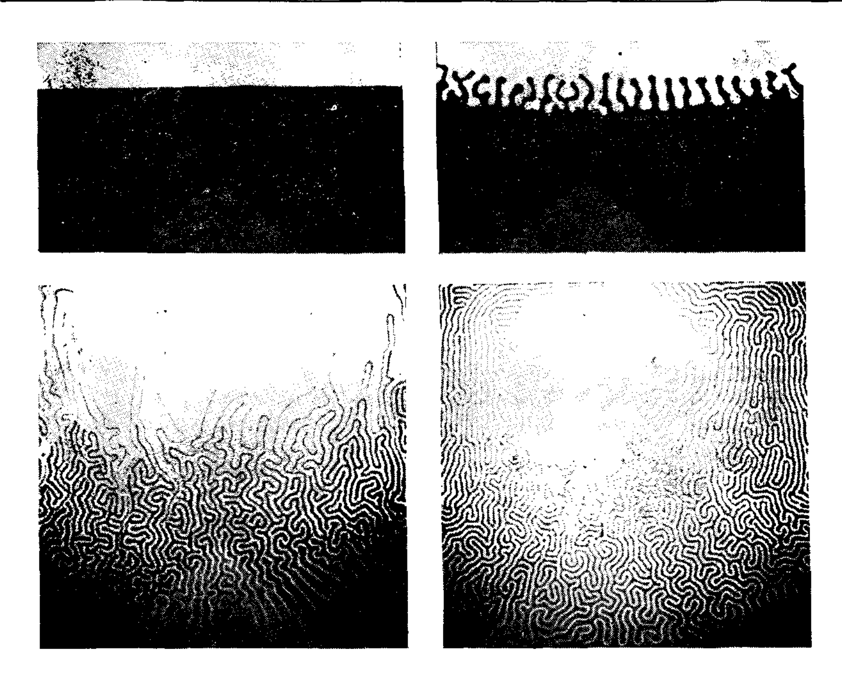


Рис. 5.7. При соприкосновении двух несмешивающихся жидкостей — магнитной (темное поле) и немагнитной (светлое поле) — в однородном горизонтальном магнитном поле образуются и быстро распространяются сложные извилистые структуры, напоминающие лабиринт (Rosensweig, 1982). Ферромагнитная жидкость представляет собой взвесь частиц тонкоразмельченного магнетита (окислов железа) в керосине. Извилины образуются через 9 с после наложения магнитного поля; равновесие достигается через 90 с (последний снимок).

дых коллоидных частиц. Под действием однородного горизонтального магнитного поля в магнитной жидкости образуются сложные извилистые структуры с тончайшим рисунком, напоминающим лабиринт (рис. 5.7). В таких жидкостях наблюдается также особый вид устойчивого равновесия взвеси (Rosensweig, 1982).

Явление магнетизма в твердой и жидкой средах приобретает особую значимость при рассмотрении эволюции организмов в связи с обнаружением частиц магнетита в клетках прокариот и высших эукариот.

Реакция бактерий на магнитное поле Земли

О влиянии магнитного поля Земли на живые организмы четко свидетельствуют многие эксперименты. Реакция перемещения бактерий в магнитном поле называется магнитотаксисом.

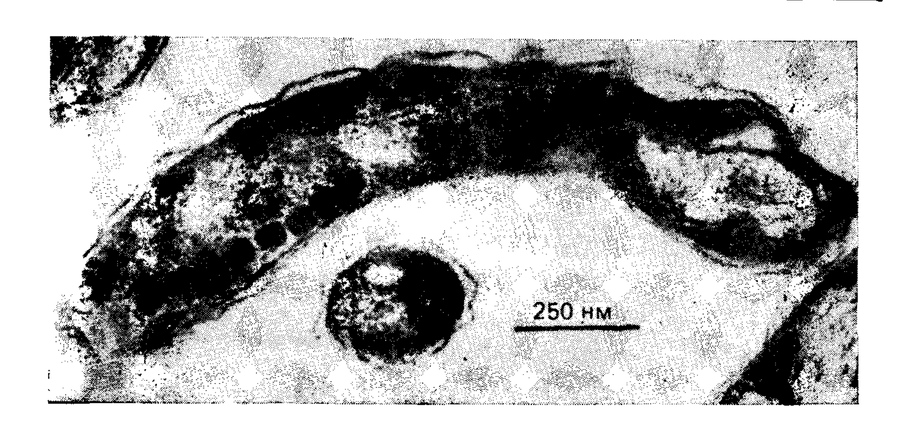


Рис. 5.8. Электронно-микроскопический снимок среза пресноводной бактерии, проявляющей магнитотаксис (Frankel et al., 1979). Видна цепочка кристаллов магнетита.

Бактерии из морских отложений быстро мигрируют в локальном геомагнитном поле. Если передвигать небольшие магниты вблизи бактерий, направление движения последних немедленно изменяется. Бактерии реагируют на слабые поля порядка 0,5 Гс. Путем изменения конфигурации магнитных полей было показано, что движение бактерий, осуществляемое с помощью жгутиков, направляется магнитным полем Земли (Blakemore, 1975).

Магнитотаксис проявляют и бактерии другой группы, присутствующие в пресноводных донных осадках. Их клетки содержат кристаллы железа размером 100×150 нм, в среднем по 22 кристалла в одной клетке; весовое содержание железа в их сухом веществе составляет 1,5% (рис. 5.8). По данным мёссбауэровской спектроскопии, внутриклеточное железо представляет собой магнетит (Frankel et al., 1979).

Тело насекомых обладает остаточным магнетизмом

Влияние магнитного поля на пчел проявляется в виде различных эффектов. 1. Если пчелиный рой лишен возможности ориентироваться, пчелы строят соты, соблюдая то же направление относительно внешнего геомагнитного поля, что и в родительском улье. 2. Если лишить пчел информации о ходе времени, они, по-видимому, устанавливают свои биологические часы по периодическим суточным изменениям магнитного поля Земли. 3. Этот ритм нарушается, если на пчел подействует магнитное поле несравнимо большей силы, чем поле Земли.

Наложение сильного магнитного поля примерно в 700 Гс (величина геомагнитного поля около 0,5 Гс) показало, что в организме пчел имеется вещество, сохраняющее остаточную намагниченность, и сосредоточено оно только в тканях фронтальной части брюшка; именно здесь и был обнаружен магнетит. Считают (Gould et al., 1978), что пчелы приобретают магнитный «импринт» в процессе развития, так как вследствие неизменной ориентации ульев геомагнитное поле всегда направлено перпендикулярно телу пчел, развивающихся в ульях.

Магнитное поле служит для птиц источником информации

Домашние голуби, выпущенные в незнакомом месте, при возвращении домой используют «картографическое чувство» и «чувство компаса». Твердо установлено, что в ясные дни они ориентируются по солнцу, но правильный путь голуби выбирают и в пасмурную погоду. Способность ориентироваться при сплошной облачности утрачивается ими, когда к их голове прикреплен небольшой магнит. Это показывает, что они используют для ориентации информацию о магнитном поле. Поиск в теле голубей при помощи магнитометра доменов с устойчиво высокой магнитной восприимчивостью показал, что у каждого подопытного голубя в тканях, расположенных с одной стороны черепа и близко примыкающих к нему, содержится магнитный материал. Кристаллы, извлеченные из этих тканей, состоят из магнетита (Walcott et al., 1979).

Физические факторы, влияющие на дифференцировку, играют и эволюционную роль

Описанным в этой главе явлениям обычно отводится значительное место в книгах по физиологии животных и растений, а в последнее время и в трудах, посвященных вопросам развития. Однако, говоря о связи этих явлений с процессами развития, их ни в коей мере не соотносят с эволюционным процессом. В гл. 22 мы покажем, что у растений не существует четкого разграничения между соматическими и половыми клетками. Следовательно, факторы, влияющие на дифференцировку, воздействуют также и на эволюцию. Это утверждение справедливо и для некоторых беспозвоночных животных, а отчасти и для позвоночных.

Глава 6

Автономная эволюция химических элементов

Химические элементы прошли свой путь эволюции

Биологи привыкли считать, что элементы периодической системы — это стабильные образования с неизменными химическими свойствами и составом. Каждый элемент характеризуется своими атомным весом и атомным номером. Принято считать также, что только гены способны порождать значительное разнообразие форм и функций. Это правильно лишь отчасти. Для понимания механизма биологической эволюции важно знать, что химические элементы тоже претерпевают эволюционные изменения. Более того, сами закономерности этого последнего процесса создают основу для формирования наших представлений о биологической эволюцни. Ничего другого, кроме химических элементов, в составе живого организма нет.

Эволюция химических элементов начинается с водорода

Еще в 1815 г. химик Праут (1785—1850) высказал предположение об эволюции химических элементов. Ламарк сформулировал взгляды на эволюцию живых организмов в 1809 г. На биологию и химию глубоко повлияли идеи Французской революции, освободившие эти науки от застывших средневековых представлений о статичности природы. Праут предположил, что все химические элементы образовались путем полимеризации водорода. На эту идею почти не обратили внимания, однако по мере развития химии становилась очевидной упорядоченность в распределении свойств в ряду элементов.

Около 1860 г. Ньюлендс (1837—1898) открыл «закон октав», т. е. периодическую повторяемость свойств у каждого восьмого из элементов, расположенных в ряд по атомным весам. Идея вызвала насмешки, и работу не приняли к опубликованию. Мысль об упорядоченности химических взаимодействий казалась неприемлемой.

Менделеев (1834—1907) окончательно обосновал периоднческую систему элементов, показав, что существующие в ней пропуски должны быть заполнены еще не открытыми атомами. Его предсказания полностью подтвердились. Закономерности

эволюции химических элементов стали очевидными, и это привело к возрождению гипотезы Праута (Spronsen, 1969). Теперь представление о том, что все известные элементы являются производными водорода, общепризнано. Всего элементов более сотни, но в основе их строения и свойств лежит единый общий «кирпичик» — атом водорода (Bynum et al., 1981).

Рождение водорода и других элементов

В последнем десятилетии наступил новый этап в познании эволюции элементов периодической системы. Теперь появилась возможность изучать даже эволюцию самого водорода, а также гелия, углерода и других элементов.

Пятнадцать миллиардов лет назад, при зарождении Вселенной, осуществлялся в основном синтез водорода из кварков, а позднее в свою очередь синтезировался гелий из водорода. Углерод — ключевой элемент биологических субстанций — до нынешнего периода своей стабильности существовал в совершенно иных условиях. Ядра атомов углерода задолго до образования нашей солнечной системы синтезировались из трех ядер гелия внутри звезд и затем при их взрывах выбрасывались в межзвездное пространство (Von Baeyer, 1986).

По мере старения Вселенной, от 15 до 10 миллиардов лет назад, внутри звезд образовывались и элементы тяжелее водорода и углерода; они также освобождались при взрывах звезд типа Сверхновых (Gale, 1981). Три легких элемента — литий, бериллий и бор — сравнительно менее стабильны и не могли бы существовать в экстремальных условиях, характерных для большинства звездных ядер. Предполагают, что их синтез происходил вне звезд, в разреженных газовых облаках межзвездного пространства нашей галактики (Viola, Mathews, 1987).

Превращение элементов и биологическая изменчивость

Открытие радиоактивности показало, что одни химические элементы могут превращаться в другие. Можно привести много примеров эволюции элементов; ограничимся двумя. Углерод ^{14}C превращается в азот ^{14}N, т. е. в совершенно другой элемент, когда один из нейтронов ядра превращается в протон, испуская бета-частицу и нейтрино (рис. 6.1). Другим примером служит существование изотопов, т. е. разных форм одного и того же элемента. Есть три формы водорода: водород (протий), дейтерий и тритий с атомными весами соответственно 1, 2 и 3. У этих трех форм одинаковый атомный номер — 1 (рис. 6.1). Физики, описывая подобные превращения, говорят о *трансмутации* элементов.

1. В результате энергетических процессов в ядре элемента

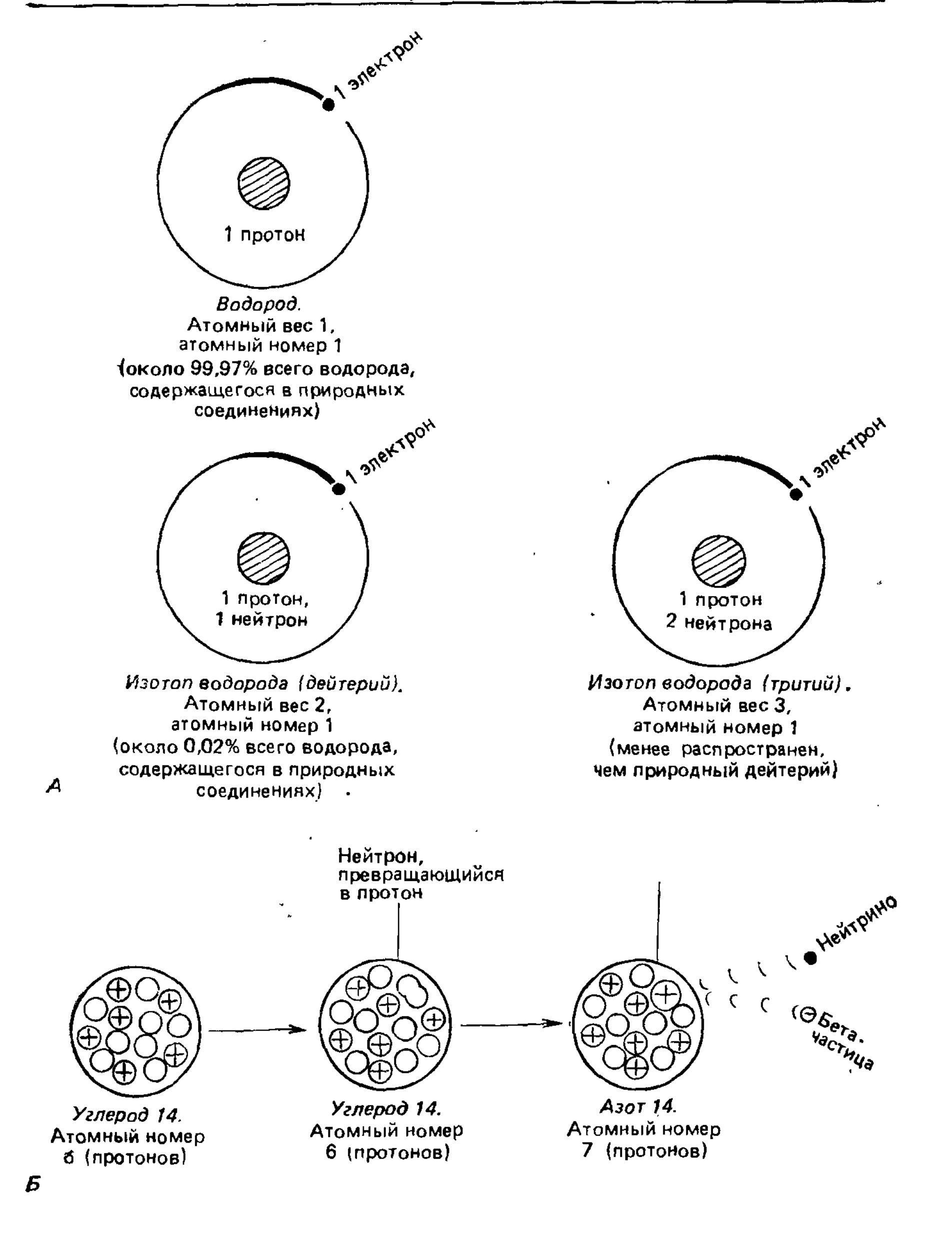


Рис. 6.1. *А*. Изотопы водорода: дейтерий и тритий. *Б*. Распад ядра ^{14}C и трансмутация его в ядро ^{14}N с превращением нейтрона и эмиссией частиц. (Wase, Jacobson, 1957).

последний превращается не в любой другой, а только во вполне определенные формы.

2. Обычно энергетические взаимодействия описываются как усредненный результат большого числа случайных актов, но это — грубое упрощение, связанное с трудностями измерений на атомном уровне. Принцип Гейзенберга — это соотношение неопределенностей, а не принцип случайности. К сожалению, в физике эти два понятия часто смешивают (Amaldi, 1966; Crutchfield et al., 1986).

3. Трансмутирующий элемент превращается не в слабосвязанную непрочную структуру, а в стабильную новую форму, иногда через переходное состояние. Ядро атома алюминия в результате соударения с альфа-частицей испускает протон и становится стабильным ядром кремния.

4. Продукт трансмутации, подобной переходу углерод/азот, может при благоприятных энергетических условиях превратиться обратно в исходный элемент. Аналогичное явление известно и в биологической эволюции. Генные мутации обратимы: ген может вернуться к исходному состоянию — «дикому» типу. Это так называемые обратные мутации.

Принципы, которым подчиняется эволюция химических элементов

Полагают, что для эволюции химических элементов характерно следующее.

1. Все элементы образовались на основе водорода.

2. Большинство элементов возникло внутри звезд.

3. Несмотря на существование множества видов частиц, физики считают, что все элементы состоят только из электронов, протонов и нейтронов в различных сочетаниях.

4. Число элементов сравнительно невелико: их немногим больше ста.

5. Комбинирование частиц оказалось возможным благодаря упорядоченности процесса превращения элементов.

6. Обратимое превращение одних элементов в другие происходит и в настоящее время; продукт превращения может превратиться в исходный элемент.

7. Число возможных видов превращений ограничено. Разрешены только определенные структуры.

8. Эволюция химических элементов носит, по выражению некоторых физиков, черты «великолепной простоты». Их можно сформулировать так: а) происхождение от одной исходной модели; б) упорядоченность эволюционного процесса; в) ограниченность возможности превращений; г) образование лишь небольшого числа видов атомов; д) простота механизма превращений.

Глава 7

Химический импринт

Становление химического импринта

Наиболее распространенными на поверхности Земли элементами являются кислород, кремний, алюминий и железо (соответственно 46,5, 28, 8 и 5%). На долю кальция, натрия, калия, магния, титана и водорода приходится лишь несколько процентов (на долю водорода — 0,2%) (Pauling, 1947). Теоретически в состав живой материи могли бы входить 88 элементов (если исключить весьма редкие и искусственные). Однако в живых организмах найдено всего 68 из них. Основными элементами живой природы являются водород, углерод, азот и кислород; они составляют 96—99% веса мягких тканей. Обычно в живых организмах содержатся элементы с низким атомным весом; исключение составляет йод (атомный вес 127). По относительному содержанию (распространенности) элементов биологические ткани более сходны с космосом, чем с литосферой. Связано это с высоким содержанием воды в живых организмах. Водород входит в состав почти всех биохимических соединений, а углерод уникален в том отношении, что он образует большее число таких соединений, чем все прочие элементы вместе взятые (Asimov, 1962; Needham, 1965).

Уолд (Wald, 1954) считает, что преобладание определенных элементов в живых системах не случайно, но закономерно определяется свойствами атомов этих элементов. Участие относительно небольшого числа элементов в образовании первичных клеток явилось главным фактором, наложившим химический отпечаток на биологическую эволюцию.

Включение химических элементов в состав растений носит упорядоченный характер

Растения не в состоянии расти и развиваться в отсутствие многих элементов, извлекаемых из атмосферы, гидросферы и почвы. В эту группу входят 25 элементов; из них 19 считаются существенно необходимыми. Относительное содержание этих элементов в растениях и их распространенность в изверженных

ных породах литосферы существенно различаются. Это сопоставление показывает, что процесс усвоения элементов растениями упорядочен. Например, содержание самых обычных химических элементов литосферы — кремния, алюминия, железа — в растениях незначительно. С другой стороны, хлор и сера, которых в почве немного, в растениях представлены в более значительных количествах. Также весьма различно содержание в почве и в растительных клетках калия, кальция, магния, натрия и железа (Stålfelt, 1960).

Существенно необходимые растениям элементы находятся в начале периодической системы

Явная закономерность в усвоении химических элементов растениями подкрепляется и следующими наблюдениями. Все необходимые растениям элементы имеют небольшой атомный вес и расположены в начале периодической системы. Они входят в ряд, начинающийся с углерода в центральной четвертой группе и до аргона. Этот ряд был назван «питательным», и выпадают из него только водород и молибден (Stålfelt, 1960). Таков еще один пример канализации развития клеточных структур, возникшей уже на уровне химических элементов.

В состав живых организмов входят только тридцать основных органических молекул

Именно это ограничение состава биологических структур (Morowitz, 1968; Schoffeniels, 1976) привело исследователей к представлению о биохимическом единстве жизни (Florkin, 1944; Florkin, Schoffeniels, 1976). Молекулы эти следующие: 20 L-аминокислот, пять азотистых оснований (урацил, тимин, цитозин, аденин и гуанин), два сахара (альфа-D-глюкоза, альфа-D-рибоза), один азотсодержащий спирт — холин, 16-атомная насыщенная жирная кислота (пальмитиновая) и один трехатомный спирт — глицерол. Таково ограничение, изначально наложенное на развитие клеточной структуры.

Как эволюция растений создала новые химические условия, повлиявшие на последующую эволюцию всех организмов

Обсуждая эволюцию фотосинтеза у бактерий и у высших растений, Бидуэлл (Bidwell, 1979) пришел к следующему заключению: «Растения каменноугольного периода истощили доступные им природные ресурсы CO_2, израсходовав их на рост и распространение с буйной расточительностью, и навечно загрязнили свою среду обитания отходами собственного метабо-

лизма (кислородом). Ни мировая экологическая среда, ни растительное царство так и не оправились от этого переворота!» Согласно автору, кислород, вероятно, появился в земной атмосфере в виде добавки лишь недавно. Это означает, что «загрязнение» атмосферы кислородом в каменноугольный период создало новый физико-химический фактор, направивший эволюцию по другим каналам. Атмосфера в каменноугольный период содержала предположительно 5% двуокиси углерода и всего 5% кислорода. Повышение концентрации последнего до 21% в настоящее время привело к появлению нового химического компонента, влияющего на эволюцию и растений, и животных.

Животные в большинстве своем реагируют на колебания концентрации кислорода изменениями легочной вентиляции. У млекопитающих и птиц изменение содержания кислорода в артериальной крови улавливается хеморецепторами каротидных телец. Они иннервированы черепномозговыми нервами (Comroe, 1962).

Этилен, простое газообразное вещество, является растительным гормоном

Кто бы мог подумать, что столь простое химическое соединение может иметь важнейшее значение для роста, функционирования и эволюции растений? Этилен ($CH_2{=}CH_2$) при обычных температурах находится в газообразном состоянии. Как правило, клеточную дифференцировку и эволюцию связывают с генами, поэтому немыслимо предположить, чтобы растительный гормон представлял собой простое газообразное вещество. Констатируя это противоречие, Уоринг и Филлипс (Wareing, Phillips, 1978) пишут: «Этилен в роли гормона может показаться курьезом». И все же этилен — это просто газообразный гормон, образующийся у высших растений из аминокислоты L-метионина (считающегося его единственным природным биохимическим предшественником). Этилен регулирует процессы развития через механизмы, не связанные непосредственно с биосинтезом белков. По-видимому, он воздействует на пролиферацию клеток, изменяя перенос протонов.

Экзогенный этилен в низких концентрациях существенно влияет на функцию и обмен растений, вызывая ряд эффектов. Фрукты, обработанные этиленом, раньше созревают. Эндогенно синтезируемый этилен действует также на рост и дифференцировку растений, на их реакции на среду. Скорость образования этилена наиболее высока в активно растущих тканях меристемы.

Химические вещества, изменяющие ход развития растений и стимулирующие формирование репродуктивных органов

Некоторые основные морфологические характеристикн растений, например тип ветвления, зависят от присутствия в среде определенных химических веществ. У грибов *Basidiobolus ranarum* сахар и пептон вызывают рост ветвистых гиф, тогда как сахар и соли аммония приводят к разрастанию во всех направлениях.

Перенос низших растений, например гриба *Saprolegnia*, из культуральной среды в чистую воду приводит к быстрому образованию зооспор, т. е. к бесполому размножению. Если же в среду добавить аминокислоты, иапример лейцин, то некоторое время наблюдается вегетативный рост, а затем начинают развиваться репродуктивные органы. Образование последних у высших растений также зависит от химических веществ. Фосфат значительно ускоряет цветение. Для развития зерен пыльцы *Nymphaea* требуется борная кислота, секретируемая рыльцем (Wareing, Phillips, 1978).

Кальций регулирует многие морфогенетические процессы у растений и животных

Многие основные морфогенетические и физиологические процессы у растений регулируются ионами кальция (Marmé, Dieter, 1983). К таким процессам относятся: 1) удлинение клеток, от которого в первую очередь зависят форма и размер органов; 2) клеточное деление, играющее преобладающую роль в образовании и дифференцировке тканей; 3) протоплазматические токи, необходимые для реализации большинства физиологических процессов; 4) секретирование ферментов, без которых невозможна бóльшая часть макромолекулярных реакций; 5) действие гормонов, регулирующее важнейшие стадии дифференцировки клеток и органов.

У животных под контролем кальция протекают многие процессы — от мышечного сокращения до клеточного деления. Концентрация ионов кальция в клетке, а тем самым и реакции, от него зависящие, регулируются особыми кальцийсвязывающими белками (Carafoli, Penniston, 1985). Таким образом, главным компонентом системы регулирования указанных процессов оказывается не ген, не макромолекула и даже не малая молекула, а столь простая частица, как ион кальция. Все дело в том, что он функционирует как вторичный посредник (химический) в системе внутриклеточной коммуникации.

Химическая канализация развития, диктуемая способом питания

Организм животного не может строиться подобно растениям — только путем ассимиляции минеральных веществ из почвы или газов из атмосферы. В этом заключается жесточайшее ограничение химического характера, налагаемое на этот тип организмов и строго канализировавшее их видообразование. В трудах по эволюции, рассматривающих влияние химических факторов на изменчивость видов, об этом ограничении, насколько мне известно, не упоминается. Мне же оно представляется одним из решающих отличий животных от растений в ряду факторов, направляющих их эволюцию.

Способ питания играет роль химического ограничителя на трех стадиях: 1) во время эмбрионального развития; 2) при получении набора готовых компонентов содержимого клетки; 3) во время питания молоком матери.

Питание в период эмбрионального развития

Растения с их фотосинтетическим аппаратом и способностью к непосредственному использованию минеральных веществ почвы относятся к ряду организмов, наиболее независимых от молекулярного состава среды. К этому же ряду принадлежат и бактерии, особенно их фотосинтезирующие виды. Однако растения остаются в какой-то степени узниками ограничений, налагаемых первоначальным химическим импринтом. Химическая канализация возникает потому, что их зародыши не могут свободно развиваться в непосредственном контакте со средой; пищей им служат химические вещества, поступающие из других тканей. Для формирования зародыша требуются значительные количества питательных веществ, и в этом отношении зародыш, можно сказать, паразитирует на материнских тканях. Он снабжается в основном крахмалом, белком и алифатическими растительными маслами.

Эмбриональное развитие у большей части беспозвоночных и низших позвоночных в основном происходит во внешней среде, тогда как у плацентарных млекопитающих — в организме матери, а именно в матке. На эмбрион, развивающийся в морской или пресной воде (как у морского ежа и рыб), с самого начала налагаются ограничения со стороны химического состава среды двух типов: воды и содержимого яйца, которое служит для него основным источником питательных веществ. Эти вещества содержатся в яичном желтке; последний имеет вполне определенный состав: в него входят белки, фосфолипиды и нейтральные жиры, синтезированные ранее в материн-

ском организме (Ebert, Sussex, 1970). Уже на этом этапе эволюции вступает в действие химическая канализация развития в виде ограничения набора элементов в среде и видов молекул в яйце.

На уровне плацентарных млекопитающих это ограничение еще жестче. Здесь эмбрнон развивается в замкнутой полости (в матке) и питанием ему служат только химические вещества, поступающие с кровью матери. Состав ее высоко специфичен. Иммунологическая несовместимость матери и новорожденного может вызвать его заболевание и гибель. Общеизвестным примером служит резус-фактор (Rh). Образование антител в крови Rh-отрицательной матери, вынашивающей Rh-положительный плод, может нанести ему большой вред (Stern, 1973).

Использование готовых клеточных компонентов

Животные могут питаться только органическими веществами, синтезированными в клетках. Они извлекают продукты питания либо из растений, либо из животных, которые в свою очередь использовали в пищу растения. Растительные и животные клетки очень близки по строению; исключительно растительными органеллами являются только хлоропласты и клеточные стенки. Это означает, что животные могут ассимилировать только те ионы, химические соединения и макромолекулы, которые: 1) поступают в клетки и включаются в их структуры; 2) способны к этому потому, что сами происходят из клеток с существенно сходными структурами. Таково строгое ограннчение молекулярного состава питательных веществ.

Питание молоком матери

Скудность химического «пайка» проявляется и на другом уровне. После рождения млекопитающие получают пищу только от матери, в виде жидкости со специфичным составом — молока. Этим составом определяются и те виды молекул, из которых строятся клетки млекопитающих в этот критический период их развития. Более того, новорожденным передаются и вирусы, присутствующие в молоке матери (Dulbecco, Ginsberg, 1980).

Повышение степени химической канализации в ходе эволюции

Самое первое ограничение, налагаемое на все живые организмы, — это малочисленность элементов, химических соединений и видов макромолекул, отбираемых для включения в основные компоненты клетки. Этим ограничением фактически и со-

здается химический импрнит. Оно не ослабляется в ходе эволюции, как можно было ожидать. Казалось бы, эволюция должна постоянно предоставлять неограниченные возможности для случайных мутаций и для отбора. В действительности же степень химического ограничения повышается по мере эволюции.

Ограничение питания во время эмбрионального развития появляется у простейших эукариот — у растений. На палеонтологически более поздней ступени эволюции наступает период, когда животным приходится ограничиваться растительной пищей. Третий уровень ограничений, на котором новорожденные вынуждены питаться смесью веществ, выделяемых организмом матери, начинается на одной из позднейших ступеней эволюцни — с появлением млекопитающих.

Усиление степени химической канализации с повышением сложности строения и физиологии организмов согласуется с принципом ограничения, сформулированным ранее (Lima-de-Faria, 1983).

Глава 8

Автономная эволюция минералов

Процессы образования минеральных структур и форм недостаточно выяснены

В природе найдено несколько сот тысяч различных видов молекул; более полумиллиона их создано искусственно. Минералы относятся к числу первых. Их определяют по химическому составу и по кристаллической структуре. По составу минералы подразделяют на девять классов — от индивидуальных элементов до органических соединений; сюда входят фосфаты, сульфаты, силикаты и другие вещества. По строению они сгруппированы в семь кристаллографических систем. Последние определяются относительной длиной ребер и величинами углов кристаллических форм. Многие свойства минералов повлияли на создание условий для жесткой канализации биологического развития.

Минералогия относится к числу медленно развивавшихся научных направлений. Хотя минералы и проще живых организмов, но многие их свойства детально не проанализированы. Механизм такого важного процесса, как кристаллизация, еще далеко не раскрыт, а регенерацию кристаллов только начинают изучать. В результате у минералогов пока нет предпосылок для постановки экспериментов, которые позволили бы раскрыть механизмы эволюции минералов. К тому же познания этих ученых в биологии, как правило, ограничены. Поэтому они не в состоянии компетентно ставить вопросы, касающиеся роли минералов в биологической эволюции.

Эволюция минералов

Об эволюции минералов предпочитают не говорить, потому что обычно их рассматривают как инертные или статичные структуры, образовавшиеся на заре существования Земли. Однако у минералов, как и у химических элементов, был свой путь эволюции. Они представляют собой химические соединения — твердые тела, образованные с помощью природных процессов, как правило неорганические и имеющие кристаллическое строение.

1. При образовании минералов в природных условиях также преобладали упорядоченность и простота построения. Число известных типов минералов составляет примерно 3000, но все их разнообразные кристаллические формы являются вариантами семи основных кристаллографических систем: кубической, тригональной, гексагональной, тетрагональной, ромбической, моноклинной и триклинной. При этом кубическая система служит основой всех остальных (рис. 8.1).

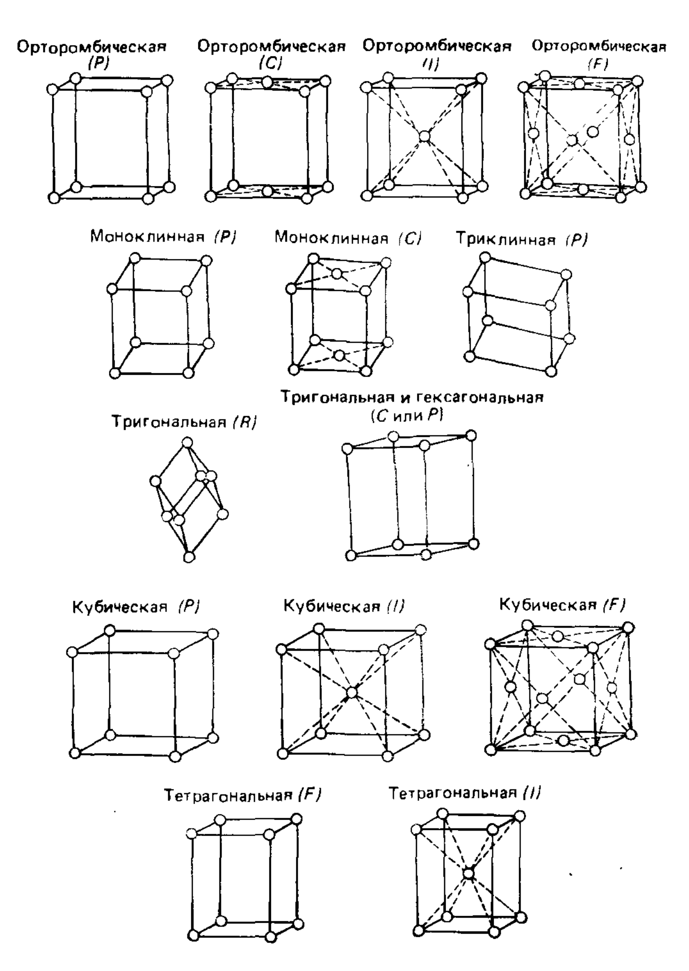
2. Исходя из этих семи систем выведены 230 возможных пространственных групп симметрии, основанных на расположении атомов. Существуют и другие способы описания кристаллов, основанные на магнитных моментах или других свойствах, но число видов периодических структур всегда конечно.

Так же ограничено и число порядков симметрии вращения. Оно может равняться 1, 2, 3, 4 или 6. Иногда в одном кристалле имеются оси симметрии разных порядков, но никогда не встречается симметрия пятого или седьмого порядка, наблюдаемая у растений и у беспозвоночных.

4. Существуют закономерности, определяющие слоистость структуры минералов; в настоящее время они изучаются в нескольких лабораториях. Эти закономерности отражают упорядоченный характер образования слоев и укладки их в стопки, указывают на геометрическую простоту их упаковки, выявляют типы симметрии и позволяют оценить минимальную энергию решетки (Lima-de-Faria, 1978, 1983). Тем не менее мы еще далеки от понимания детального механизма эволюции минералов.

Изоморфизм в эволюции минералов

Подобие форм у минералов еще не означает, что одинаков их химический состав. Например, к минералам с кристаллами тригональной системы принадлежат бруцит ($Mg(OH)_2$), кальцит ($CaCO_3$), сидерит ($FeCO_3$), кварц (SiO_2), турмалин ($Al_9[(OH)_4 \cdot (BO_3)_3Si_6O_{18}]$) и ряд других. Кристаллы той же системы могут образовывать также оксиды, карбонаты и силикаты (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). Еще больше совпадают структуры у других минералов. Апатит, пироморфит и миметизит образуют гексагональные призмы. Вивианит, эритрин и аннабергит всегда образуют идентичные моноклинные кристаллы. Сначала считали, что идентичность формы является результатом неупорядоченных процессов, так как подобные минералы совершенно различны по химическому составу, но вскоре выяснилось, что такое предположение ошибочно. Изучение минералов одинаковой формы показало, что при различии состава у них есть общие особенности молекулярной структуры. Так, из химических формул вивианита и эритрина — соот-



ветственно $Fe_3(PO_4)_2 \cdot 8H_2O$ и $Co_3(AsO_4)_2 \cdot 8H_2O$ — видно, что у эритрина железо замещено кобальтом, а фосфор — мышьяком. Следовательно, идентичность кристаллических структур при различном химическом составе является результатом не случайного процесса, а выражением глубоко скрытого сходства на молекулярном или атомном уровнях. Митчерлих (Mitscherlich, 1819) назвал это явление *изоморфизмом.*

Анализ свойств минералов приводит к поучительному выводу: тождественность или подобие формы при казалось бы разнородности структуры не случайны, а обусловлены физико-химическим сходством, скрытым на более глубоком уровне и потому нелегко распознаваемым.

Система	Оси	Минимальная симметрия
1. Триклинная	$a_1 \neq a_2 \neq a_3$ $\alpha \neq \beta \neq \gamma$	Нет
2. Моноклинная	$a_1 \neq a_2 \neq a_3$ $\alpha = \gamma \neq \beta = 90°$	Одна ось 2-го порядка (вдоль a_2)
3. Орторомбическая	$a_1 \neq a_2 \neq a_3$ $\alpha = \beta = \gamma = 90°$	Три оси 2-го порядка (вдоль a_1, a_2, a_3)
4. Тетрагональная	$a_1 = a_2 \neq a_3$ $\alpha = \beta = \gamma = 90°$	Одна ось 4-го порядка (вдоль a_3)
5. Тригональная	$a_1 = a_2 = a_3$ $\alpha = \beta = \gamma \neq 90°$	Одна ось 3-го порядка (вдоль a_3)
6. Гексагональная	$a_1 = a_2 \neq a_3$ $\alpha = \beta = 90°$; $\gamma = 120°$	Одна ось 6-го порядка (вдоль a_3)
7. Кубическая	$a_1 = a_2 = a_3$ $\alpha = \beta = \gamma = 90°$	Четыре оси 3-го порядка (вдоль внутренних диагоналей куба с ребром a_2)

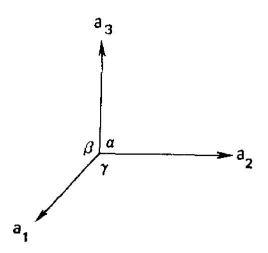


Рис. 8.1. Классификация кристаллографических систем (Cohen, 1966). *Слева*: 14 основных типов трехмерных ячеек кристаллических решеток. Кружками изображены узлы решетки, вокруг которых или в которых могут быть расположены атомы или молекулы. *Справа*: характеристики симметрии семи кристаллографических систем.

В многообразии минералов есть закономерности

Неродственные виды живых организмов (например, киты и рыбы) могут иметь сходные обтекаемые очертания. В то же время близкие виды могут иметь неодинаковые формы; примером служат гиппопотам и жираф, принадлежащие к одному отряду парнокопытных.

Аналогичная картина наблюдается и у минералов. Явление, противоположное изоморфизму, именуется *полиморфизмом* минералов. Один и тот же минерал может существовать в совершенно несходных формах. Наиболее изученный случай — это кальцит $CaCO_3$, встречающийся примерно в 600 формах и более чем в 2000 их комбинаций. Форма кристаллов варьирует от игол до пластин. Давно известно (Haüy, 1801), что кристалл

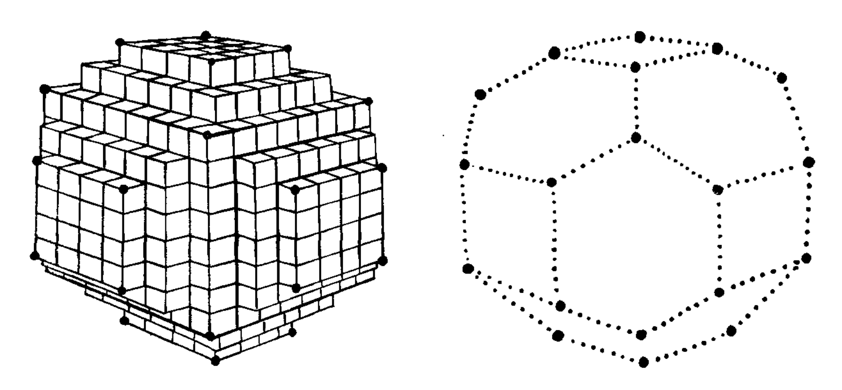


Рис. 8.2. Предположение Гаюи о построении сложных форм из немногих типов простых единиц (Shepherd, 1939). Если элементарные кубики достаточно малы и многочисленны, ступенчатость укладки становится незаметной и кристалл приобретает форму, показанную справа.

кальцита любой формы можно разбивать на все более мелкие, вплоть до микроскопических размеров, ромбоэдрические кристаллы (рис. 8.2). Это привело к представлению об определенной упаковке атомов в кристаллических телах, что впоследствии было подтверждено рентгенографическими исследованиями Лауэ и других (Buerger, 1981). Однако и минералы более простого химического состава могут давать структуры с еще более резкими различиями формы и свойств. Так, элемент углерод существует в виде алмаза или графита. Алмаз, наиболее твердый из известных минералов, обычно бесцветен и кристаллы его принадлежат к изометрической (кубической) системе. Графит же мягок, обычно имеет серый или черный цвет, аморфен или образует гексагональные кристаллы. Трудно представить себе более значительное различие формы и свойств у одного и того же элемента, лишенного каких-либо примесей.

Как показал рентгеноструктурный анализ, причина этого различия заключается в способе упаковки, т. е. в геометрии взаимного расположения атомов, образующих кристаллы. Таким образом, форма определяется двумя главными факторами: атомным составом и способом сборки в слои. Способ сборки в свою очередь может зависеть от параметров среды, например от давления. Образование некоторых форм кристаллов кварца происходит при сверхвысоком давлении, близком к тому, которое существует в глубинах Земли. Физические теории происхождения форм минералов интенсивно разрабатываются рядом групп исследователей (Hazen, Finger, 1985).

Не имеющий генов кальцит образует тысячи кристаллических форм в рамках одной основной структуры

Биологическую изменчивость обычно связывают с существованием генов. Наличие множества форм растений и животных считают чисто биологическим явлением, которое может быть порождено только генами. С одной стороны, мы имеем постоянство анатомического строения, характеризующего отряд или семейство организмов, с другой — наблюдаем изменчивость, ведущую к образованию видов и разновидностей. И постоянство строения, и изменчивость приписывают проявлению генов. В основе наследственности лежит постоянство, а в основе эволюции — изменчивость. Минералы и другие неорганические вещества не имеют генов, но уже обладают этими двумя основными качествами: постоянством структуры и способностью изменять ее, давая многочисленные формы. Приведем несколько примеров.

1. Кальцит. Постоянство выражено в том, что ни в одной из форм структура не выходит за рамки гексагональной (тригональной) системы. При этом, как упоминалось выше, имеется более двух тысяч комбинаций кристаллографических модификаций (рис. 8.3).

2. Кварц. Наблюдается такое же разнообразие конфигураций при неизменной кристаллографической системе (рис. 8.4).

3. Вода. Абсолютно все кристаллы снега сохраняют гексагональную структуру. Это не мешает им образовывать тысячи различных комбинаций ветвящихся структур (рис. 8.5).

Почему же эти минералы и простое химическое соединение вода оказываются настолько близкими по своим свойствам к живым организмам, не обладая генами, которые обеспечивают постоянство строения и обусловливают изменчивость? Ответ прост: гены имеют к этим двум существенным качествам весьма отдаленное отношение. Такая констатация должна, казалось бы, уязвить мое самолюбие генетика; во всяком случае она огорчительна для тех, кто пытается решать все проблемы биологии, основываясь исключительно на функциях генов. У воды и кальцита генов нет, и однако в них уже заключены те механизмы, которые в настоящее время считаются главными атрибутами генов. В дальнейшем мы увидим, какова именно функция гена и насколько вторична его роль в биологических процессах.

Физические процессы, определяющие рост кристаллов, до конца не установлены

Явление роста кристаллов, казалось, должно быть хорошо изучено: оно считается намного более простым, чем биологиче-

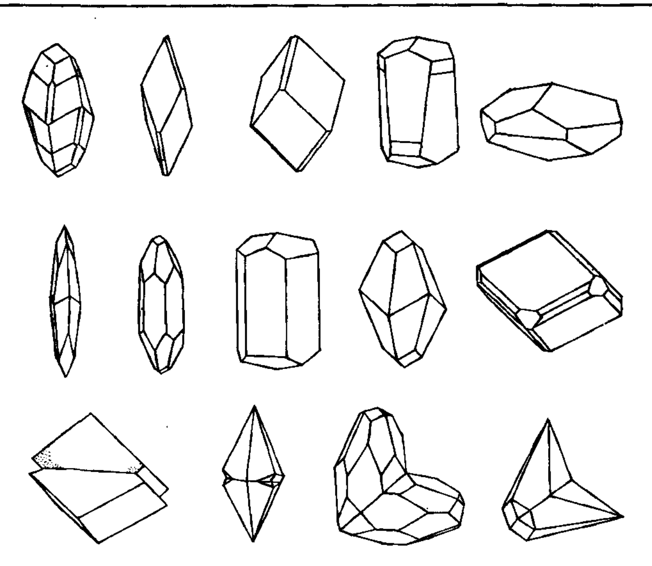


Рис. 8.3. Один и тот же минерал представлен во множестве различных форм: кальцит ($CaCO_3$) встречается приблизительно в 600 кристаллических формах и более чем в 2000 комбинаций этих форм (14 из них представлены здесь). (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983).

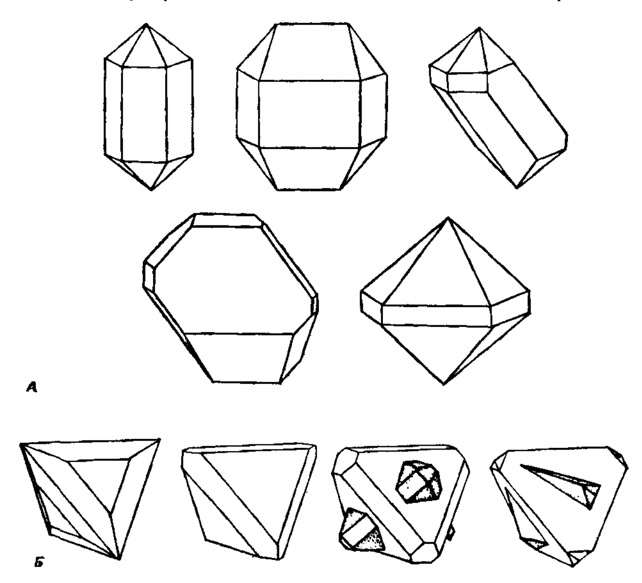


Рис. 8.4. Различные формы одного и того же минерала (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *А*. Пять разных кристаллов кварца SiO_2. Углы между соответственными гранями всюду идентичны. *Б*. Четыре формы минерала тетраэдрита $(Cu, Fe)_{12}(Sb, As)_4S_{13}$; на двух из них видны сростки.

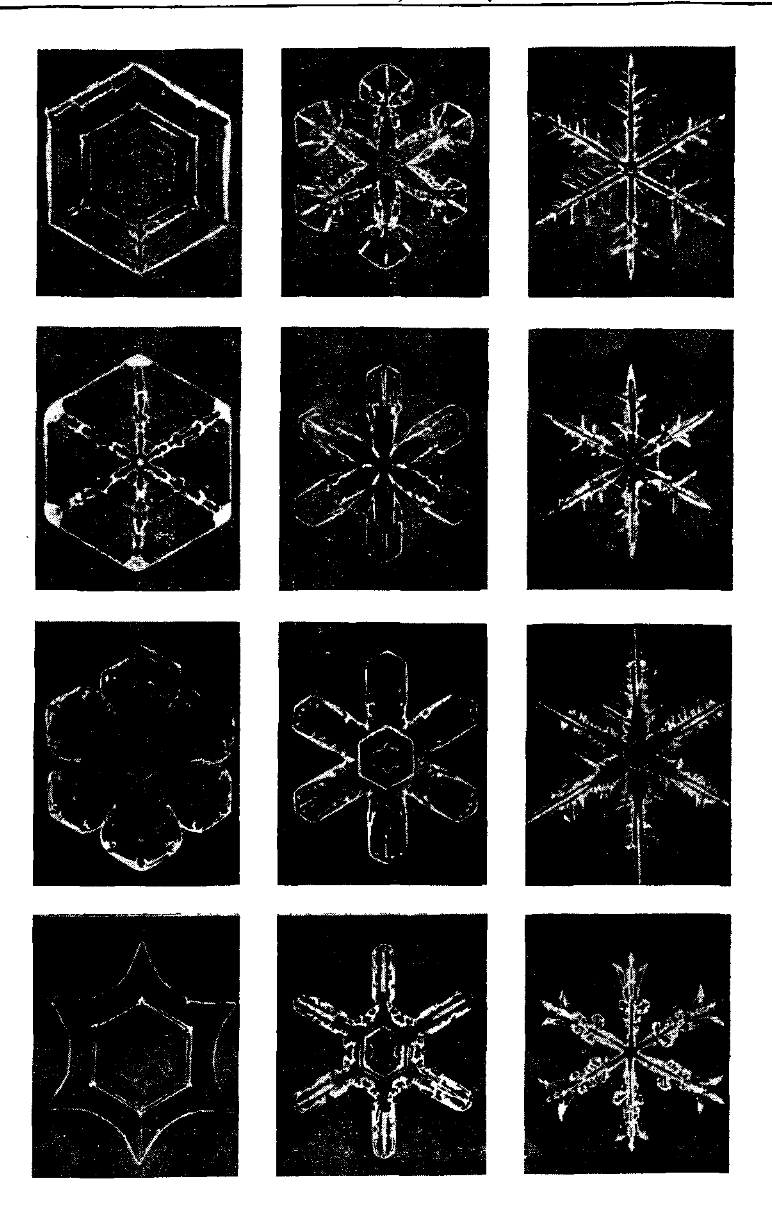


Рис. 8.5. Кристаллы простейшего химического соединения — воды (H_2O) — принимают тысячи различных форм, однако все они имеют гексагональную структуру (Porzig, 1963).

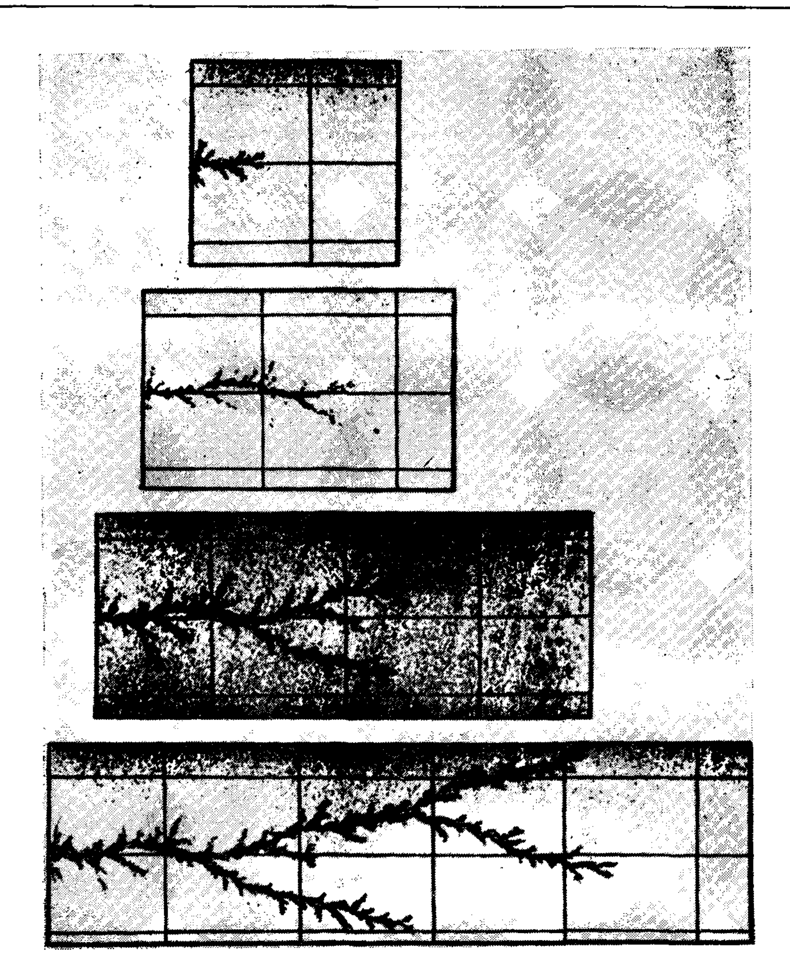


Рис. 8.6. Опыты по исследованию роста кристаллов (Nittman et al., 1985). Менее вязкая жидкость (вода) «раздвигает» более вязкую (масло), создавая состояние механической неустойчивости. Это явление называется «пальцевидной неустойчивостью вязких сред», поскольку вода, проникая в масло, образует «пальцы». Они сходны со структурами, возникающими при кристаллизации льда на воздухе.

ское развитие. Однако механизм образования кристаллов еще не вполне ясен. Это относится и к двум основным явлениям, связанным с ростом кристаллов льда: 1) рост с ветвлением и 2) расщепление растущего конца у крайней точки при отсутствии поверхностного натяжения (Nittman et al., 1985; Nittman, Stanley, 1986) (рис. 8.6). Несмотря на то что исследуется одно

из простейших соединений, этим явлениям пока затруднительно дать точную физико-химическую расшифровку (Maddox, 1986). Ключевым является вопрос о том, каков механизм проявления анизотропии молекул воды на макроскопическом уровне. Требуется также разъяснить физический механизм, определяющий точку раздвоения растущей ветви кристалла. Прежде чем дать объяснение ходу биологического развития, надо расшифровать процесс роста кристаллов.

Жидкие кристаллы

Кристаллы в большинстве своем — твердые тела с плоскими гранями. Ранее предполагали, что жидких кристаллов быть не может, так как жидкости с их однородной структурой и текучестью считались аморфными. Несколько десятилетий назад Отто Леман (O. Lehmann) показал, что существуют и жидкие кристаллы и что они обладают свойствами, характерными для твердых тел.

В спиртовом растворе олеата аммония при медленном охлаждении образуются прозрачные кристаллы, имеющие вид двух удлиненных пирамид с общим основанием. Под микроскопом можно наблюдать в них двойное лучепреломление. Им свойственны все характеристики твердого кристаллического состояния, хотя они являются жидкостью и деформируются при перемешивании раствора (Houlevigue, 1931; Rothen, Pieranski, 1986).

Открытые недавно квазикристаллы имеют симметрию 5-го порядка

Считалось, что кристаллические вещества не могут обладать симметрией 5-го порядка. Распространенность же этого типа симметрии у растений и у иглокожих использовали как свидетельство того, что жизнь представляет качественно иной уровень организации. В 1984 г. было сделано открытие в минералогии: обнаружилось, что металлы в стеклообразном состоянии являют собой новый вид упорядоченности атомов. Они ни кристалличны, ни полностью аморфны; их назвали квазикристаллами. Быстро охлажденный образец шехтманита — сплава алюминия с марганцем — обладает симметрией 5-го порядка. Такую же симметрию можно получить и у многих других металлов. Шехтманит, если его расплавить и быстро охладить, образует ветвистые структуры, похожие на снежные хлопья. Однако квазикристаллы шехтманита, в отличие от кристаллов льда, имеют симметрию не 6-го, а 5-го порядка (рис. 8.7) (Nelson, 1986).

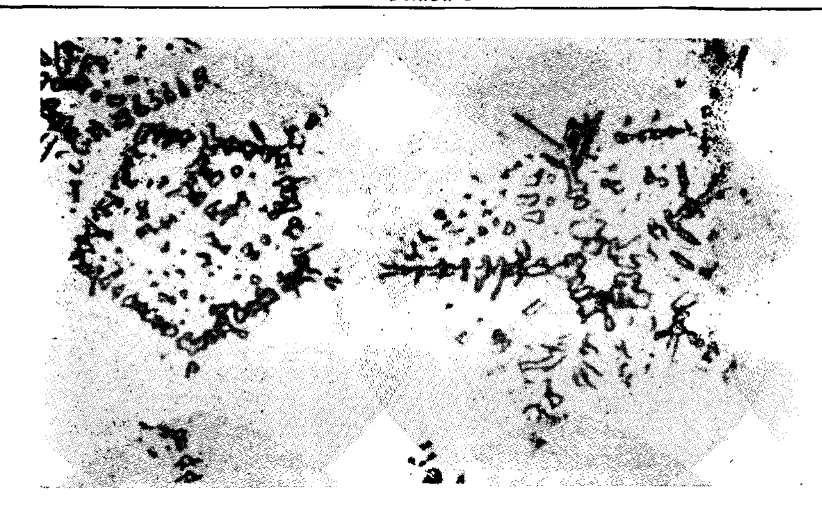


Рис. 8.7. Электронно-микроскопический снимок квазикристаллов шехтманита (Nelson, 1986). Квазикристаллы образуются при быстром охлаждении горячего разжиженного сплава алюминия и марганца. Квазикристаллы имеют вид ветвящихся дендритов, обычных для кристаллов льда, однако благодаря икосаэдрической симметрии шехтманита они обладают симметрией 5-го порядка, а не 6-го, как у снежинок.

Описанные эксперименты показывают, что минералогия — это та наука, где придется еще многое узнать о кристаллической структуре, прежде чем можно будет понять, что представляет собой биологическая эволюция. Тот факт, что между состояниями кристаллическим и аморфным существует еще и промежуточное, обнаруживающее свойства, присущие живым организмам, наводит меня на мысль, что эволюция шла от минералов к организмам через четыре этапа: через образования твердокристаллические, жидкокристаллические, квазикристаллические и аморфные.

Эволюционные закономерности построения минералов

Эволюционно значимые закономерности, вытекающие из науки о минералах, имеют чрезвычайно большое значение для познания биологической эволюции. Их можно суммировать следующим образом.

1. Создана классификация видов минералов. Их определяют по химическому составу и по форме кристаллов точно так же, как виды живых организмов определяют по биохимическим данным, по констелляции генов и по анатомическому строению.

2. Для всех минералов существуют общие принципы строения. Об этом свидетельствует их принадлежность к семи кристаллографическим системам. Простейшая из них — кубическая — представляется первичной.

3. Образование производных структур указывает на вторичные факторы упорядоченности, обусловленные взаимодействиями на атомном уровне.

4. Число различных форм ограниченно.

5. Все формы одного минерала, подобно кальциту или кварцу, являются вариантами одного и того же образца — соответствующей кристаллической системы — жесткой матрицы, отклонений от которой не наблюдается.

6. В процессе комбинирования возникают тысячи вариантов конфигурации минералов на основе одной системы.

7. Минералы различного химического состава могут давать кристаллы, принадлежащие к одной и той же кристаллографической системе. При этом, однако, в их химическом строении обнаруживается неявное сходство.

8. Симметрия кристаллов бывает только 1, 2, 3, 4 и 6-го порядков. У квазикристаллов она может быть и 5-го порядка, что, как ранее считалось, является отличительной чертой живых организмов.

Глава 9

Изоморфизм и минеральное происхождение биологических форм

Форма неотделима от функции

Форму невозможно отделить от функции так же, как энергию от вещества. В обоих случаях мы имеем две стороны единой сущности. Энергия и вещество неразделимы по той простой причине, что масса преобразуется в энергию и обратно в строгом соответствии с уравнением Эйнштейна. Как мы вскоре увидим, точно так же и форма неотделима от функции. Нет возможности уловить границу, где кончается одна и начинается другая. Форма определяет функцию, а от функции зависит форма.

Ранний эксперимент Пастера, выявляющий связь формы с функцией

Одна из первых работ Пастера уже отмечена талантом выдающегося ученого, каким ему суждено было стать. Наблюдая за ферментацией вин, он начал изучать осадки винного камня, который он выделил и кристаллизовал. Пастер заметил, что вопреки ожидаемому натрий-аммониевая соль винной кислоты образует два рода кристаллов, которые он тщательно разделил. Они различались только расположением граней и каждый из них был зеркальным отображением другого. Наибольшее впечатление на Пастера произвело то, что форма здесь обусловливает функцию в двух процессах.

1. Водный раствор одной из двух форм кристаллов — «левой» — поворачивал плоскость поляризации света влево, а раствор «правой» формы — вправо. Растворенная смесь обеих форм кристаллов на поляризованный свет не влияла. Такая существенная физическая функция, как изменение свойств светового луча, порождалась асимметрией и не проявлялась, когда асимметрию компенсировали.

2. Пастер пошел дальше: он обнаружил, что фермент гриба *Penicillium glaucum* атакует винную кислоту, но в смеси кристаллов двух видов он действует только на правую их форму, но не на левую, легко выделяемую с помощью такой обработ-

ки. И в этом случае такая важная функция, как действие фермента, оказывается неотделимой от свойств формы — от асимметрии.

Пастер понял, что соприкоснулся с сутью вопроса о происхождении жизни и ее эволюции. Всю свою дальнейшую научную деятельность он посвятил поиску причин взаимосвязи формы и функции. Как указывает Мэзон (Mason, 1984), Пастер был глубоко убежден в том, что открытое им явление обусловлено универсальными эффектами асимметрии на более глубоком уровне основных физических закономерностей. Понадобилось сто лет, чтобы подтвердилась его правота. Мы уже говорилн о том, что в последние годы было обнаружено существование асимметрии аналогичного типа у нейтрино и других частиц, а также у галактик (Mason, 1987).

Принцип Пьера Кюри: асимметрия порождает явление

Имя Пьера Кюри широко известно: вместе с Марией Кюрн он открыл радиоактивность. Менее известны его работы по снмметрии кристаллов. Он обнаружил, что при сжатии кристалла кварца в нем возникает электрический ток, а при пропускании тока через такой кристалл изменяется его форма. Пропускаемый ток вызывает вибрацию кристалла. При прохождении тока через кристалл его симметрия изменяется, причем это изменение зависит от направления тока. Такой пьезоэлектрический эффект наблюдается у многих минералов (Nelson, 1981). На основании этих опытов Кюри сформулировал принцип: асимметрия порождает физические процессы.

Симметрия создает форму, асимметрия порождает функцию

Наблюдения, сделанные Пастером и Кюри, показывают, что 1) асимметрия порождает функцию, а 2) симметрия исключает ее. Недавно обнаружили, что в таком фундаментальном биологическом процессе, как фотосинтез, асимметрия является обязательной предпосылкой функции. В активном центре имеются две спиральные структуры, расположенные симметрично по обе стороны центральной белковой молекулы. Однако при фотосинтезе электроны, несмотря на указанную симметрию, транспортируются только вдоль одной из этих спиралей (Youvan, Marrs, 1987).

Поиски болеутоляющих препаратов привели к обнаружению соединения — производного морфина. Оно существует в двух зеркально симметричных молекулярных формах, причем снимает боль только левая форма (леворфанол), потому что рецептор нервных клеток обладает избирательным сродством

именно к ней; правая форма связывается неспецифичио (Changeux, 1985). Это — еще один пример роли асимметрии в таком функционально важном явлении, как снятне боли.

Эти данные приводят меня к постулату: асимметрия порождает функцию, а симметрия создает форму. Другими словами: если данная система в состоянии симметрии порождает некую форму, то та же система в условиях асимметрии порождает функцию (рис. 4.1). Надо заметить, что в природе нет идеальных форм и совершенной симметрии. Есть только приближения к геометрически строгим формам, существующим лишь в нашем воображении. Нет ни цветка с четырьмя одинаковыми лепестками, ни насекомого с шестью идентичными ножками, ни кристалла с идеально правильными гранями. Ни одно дерево не растет строго по прямой и никто не видел фрукта абсолютно сферической формы. Почему форма и симметрия существуют лишь в приближенном виде? Дело в том, что жизнь и существование вообще суть динамические процессы, в которых всегда проявляется функция. Форма и функция — это два полюса неизменно противоречивого состояния. Его симметрия постоянно нарушается, возникающая асимметрия так же постоянно преодолевается с возвращением к симметричным условиям. Плодами этого изначального и постоянного противоречия являются вещества, минералы и живые организмы.

Определение структуры и функции

Структура — это пространственная конфигурация, воспринимаемая нашими органами чувств, прежде всего зрением. Структура есть состояние материи, взятой в отрыве от динамической, функциональной стороны ее бытия. Она сопряжена с наличием симметрии.

Функция проявляется в том случае, когда некая последовательность событий не может осуществляться без участия данной структуры. Можно утверждать, что фермент выполняет свою функцию в реакции в том случае, если она протекает в его присутствии и практически не идет без него. Непременным динамическим и энергетическим компонентом большинства ферментативных реакций является перенос электронных пар (Walsh, 1979).

Функция есть поток энергии между двумя или несколькими структурами. Она приводит к канализации динамических процессов. Непременной характеристикой этого состояния представляется асимметрия. Все вещество включено в систему энергетического обмена, и поэтому трудно разделить форму и функцню.

Я сознаю, что этн определения не являются ни исчерпыва-

ющими, ни окончательными. Они представляют собой лишь предварительный подход к сути проблемы.

Свойства кристаллов, обычно приписываемые только живым организмам

Минералам присущи многие свойства, которые обычно считают характерными только для живых организмов. Указывают на пять таких свойств: 1) образование двойников; 2) неравномерности наращивания слоев; 3) замещение катионов; 4) рост в преимущественных направлениях; 5) разломы или расщепления по определенным плоскостям (Cairns-Smith, 1986). Все это — свойства, изначально присущие и клеткам, и тканям, что видно из следующих сопоставлений: 1) двойники — это симметричные сростки двух одинаковых кристаллов; они напоминают клетки в начальной стадии деления; 2) неравномерности наслаивания приводят к изменениям направления роста, что ведет к появлению новых форм; 3) замещение катионов (у солей) можно сравнить с заменой оснований, происходящей в ДНК и ведущей к мутациям; 4) рост в преимущественных направлениях — основная причина образования характерных конфигураций; 5) прямым следствием разлома или расщепления по определенным плоскостям является разделение на идентичные или сходные образования; подобный процесс лежит в основе репродукции (рис. 9.1 и 9.2).

Вирусы и макромолекулы внутри клетки существуют в кристаллической форме

Вирусы состоят в основном из нуклеиновых кислот и белков. Их генетическое вещество — это ДНК или РНК; часто они имеют белковую оболочку. После того, как в 1940-х годах была обнаружена способность вирусов кристаллизоваться, их посчитали переходной ступенью между живыми системами и структурами минерального типа. Никто не ожидал, что организм, способный инфицировать и воспроизводиться, может в то же время принимать форму, свойственную минералам. Кристаллы некоторых вирусов, например вируса желтой мозаики турнепса, имеют форму октаэдра (рис. 9.3). Этот вирус относится к кубическому типу и не имеет оболочку. Существуют и другие типы вирусов: кубический с оболочкой, спиральный или сложный (Kleinschmidt, 1969; Stryer, 1981).

Молекулы белков, постоянно присутствующих в клетке, например молекулы ферментов, также могут образовывать кристаллы: таковы альдолаза и гексокиназа (рис. 9.4). Могут кристаллизоваться и антитела.

В растительных клетках часто встречаются крупные кри-

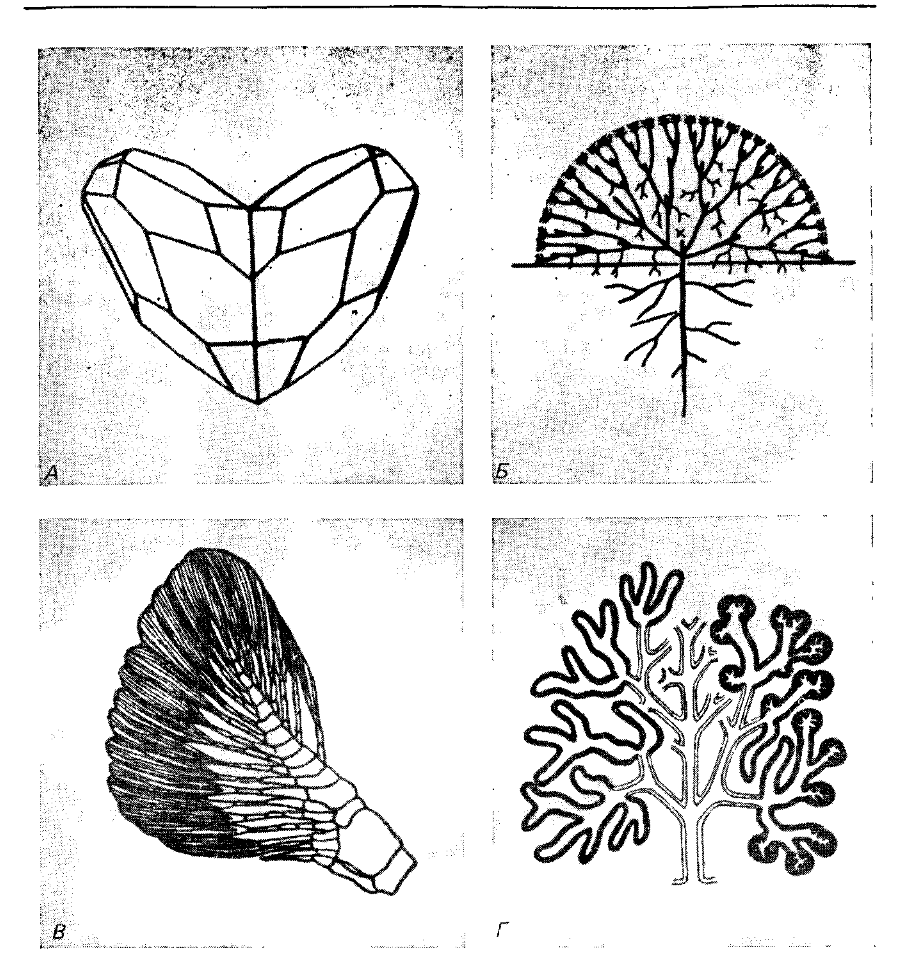


Рис. 9.1. Дихотомия при образовании органов. *А*. Минерал: кристалл кальцита $CaCO_3$ (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Растение: подушка *Azorella selago* (сем. Umbelliferae) (Denffer et al., 1974). *В*. Позвоночное: грудной плавник палеозойской акулы (Gregory, 1974). *Г*. Позвоночное: сложная экзокринная железа (Romer, Parsons, 1978). Иллюстрация составлена автором.

сталлы, имеющие форму октаэдров, как и у вирусов. Интересно, что они, как и неорганические кристаллы, имеют сростки (ср. рис. 9.4 и 8.4). Это еще один пример изоморфизма при полном несходстве химического состава. Октаэдрические кристаллы растений большей частью состоят из моно- и дигидрата щавелевокислого кальция, тогда как октаэдры вирусов — из белка (Denffer et al., 1971).

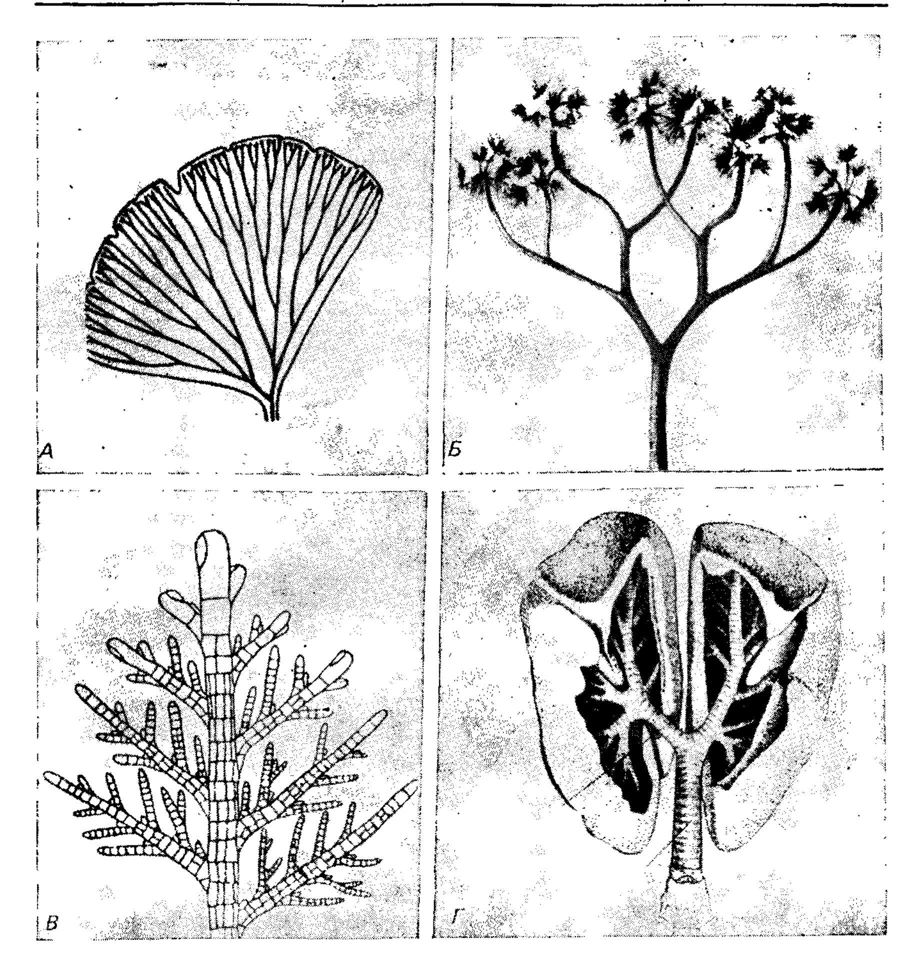


Рис. 9.2. Дихотомия при образовании органов. *А*. Растение: пиннула папоротника *Adiantum tenerum* (Denffer et al., 1971). *Б*. Растение: пальма дум *Hyphaene thebiaca* (Heywood, 1978). *В*. Растение: росток бурой водоросли *Halopteris filicina* (Denffer et al., 1971). *Г*. Позвоночное: разрез легких человека, проходящий через бронхи (Romer, Parsons, 1978). Иллюстрация составлена автором.

Важнейшие клеточные органеллы могут образовывать кристаллы

Считается, что клеточные органеллы не имеют ничего общего с кристаллами. В гидратированном состоянии они действительно непохожи на минералы по своему строению. Однако на определенных стадиях клеточной дифференцировки и при

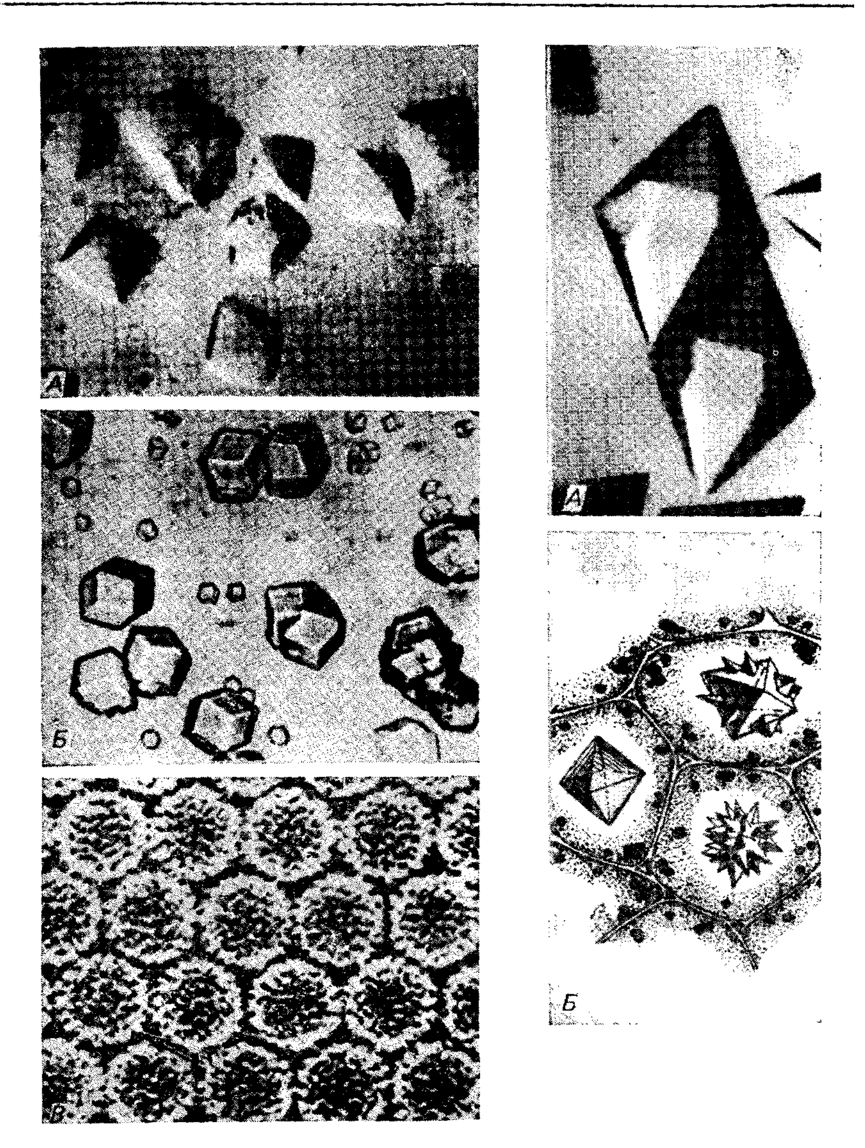


Рис. 9.3. Кристаллические формы вирусов. *А*. Октаэдрические кристаллы вируса желтой мозаики турнепса (Smith, Ritchie, 1980). *Б*. Кристаллы вируса кустистой карликовости томата (Luria, Darnell, 1967). *В*. Гексагональное расположение частиц вируса желтой мозаики вигны китайской (Horne, 1979).

Рис. 9.4. Кристаллические формы внутриклеточных веществ. *А*. Кристаллы фермента альдолазы (Stryer, 1981). *Б*. Кристаллы (октаэдры) щавелевокислого кальция в клетках растения *Begonia*; *слева* — простые, *справа* — друзы (Guilliermond, Mangenot, 1941).

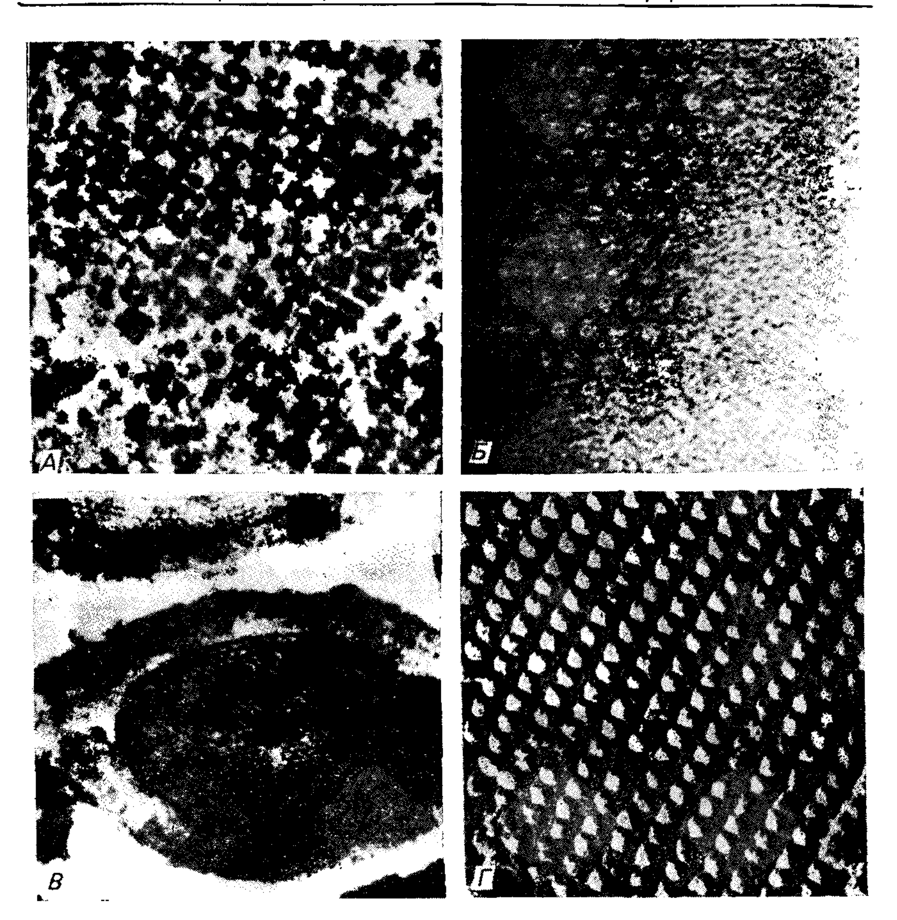


Рис. 9.5. Кристаллические формы клеточных органелл. *А*. Кристаллическая структура, образованная рибосомами в клетках курицы (Byers, 1967). *Б*. Кристалл из частиц сердцевины нуклеосом (Finch et al., 1977). *В*. Кристаллическая упаковка хромосом сперматиды насекомого *Melanoplus* (Gall, Bjork, 1958). *Г*. Правильная решетка из трансмембранных частиц в тилакоидных мембранах шпината (Stryer, 1981).

соответствующих условиях внутриклеточной среды из тех же самых органелл формируются чисто кристаллические образования. К органеллам, встречающимся в клетках в таком виде, принадлежат: 1) рибосомы; 2) нуклеосомы; 3) хромосомы; 4) тилакоидные мембраны хлоропластов (рис. 9.5).

Функционирующие рибосомы имеют яйцевидную форму, но могут образовывать и кристаллические агрегаты. Последние наблюдаются в клетках кур, мышей и других животных после

выдерживания клеток при температуре 5—15 °С (Byers, 1967). Нуклеосомы — это повторяющиеся структурные единицы хромосом эукарнот, образуемые комплексами ДНК с гистонами. Частицы белкового кора нуклеосом образуют кристаллическую решетку с гексагональной упаковкой (Finch et al., 1977). Целые хромосомы также могут образовывать кристаллические структуры. Это происходит на определенной стадии развития, а именно после превращения зародышевых клеток в сперматиды. На этой стадии изменяется содержание белков в хромосомах и происходит плотная упаковка всех хромосом ядра в кристаллическую структуру; наиболее отчетливо она проявляется у саранчи (Gall, Bjork, 1958).

Хлоропласты содержат мембранные структуры различных типов, в том числе тилакоиды. Последние образуют правильные кристаллические решетки (например, у шпината) (Stryer, 1981).

Все указанные выше органеллы состоят в основном из белков и нуклеиновых кислот, способных образовывать кристаллы; поэтому нас не должно удивлять проявление этой же способности и у органелл.

Формообразование минерализованных тканей: иллюстрация внутриклеточных структурообразующих влияний на атомном уровне

К проблеме дифференцировки относится и следующий вопрос: каким образом в развивающемся эмбрионе из неорганических веществ строятся твердые крнсталлоподобные структуры костей, спикул или раковин? Эти образования представляют собой трехмерные решетки соединений кальция, кремния, магния, других элементов, в чистом виде или в смеси, составляющих так называемые биокристаллы. Эти последние в химическом отношении неотличимы от кристаллов неживой природы, однако их внешние конфигурации видоспецифичны (рис. 9.6).

Спикулы личинки морского ежа состоят из углекислого кальция, небольшой доли солей магния (5%) и какого-то органического вещества (1%). С помощью физических методов исследования, в частности метода рентгеноструктурного анализа, было показано, что молекулы $CaCO_3$ здесь расположены так же упорядоченно, как и в кристалле небиологического кальцита. Однако по своему внешнему виду биокристалл отличается от кальцита; для каждого вида морского ежа он принимает уникальную конфигурацию (Inoué, Okazaki, 1977). Сигналы об изменении конфигурации кальцитного образования исходят от ядер специализированных клеток, называемых микромерами,

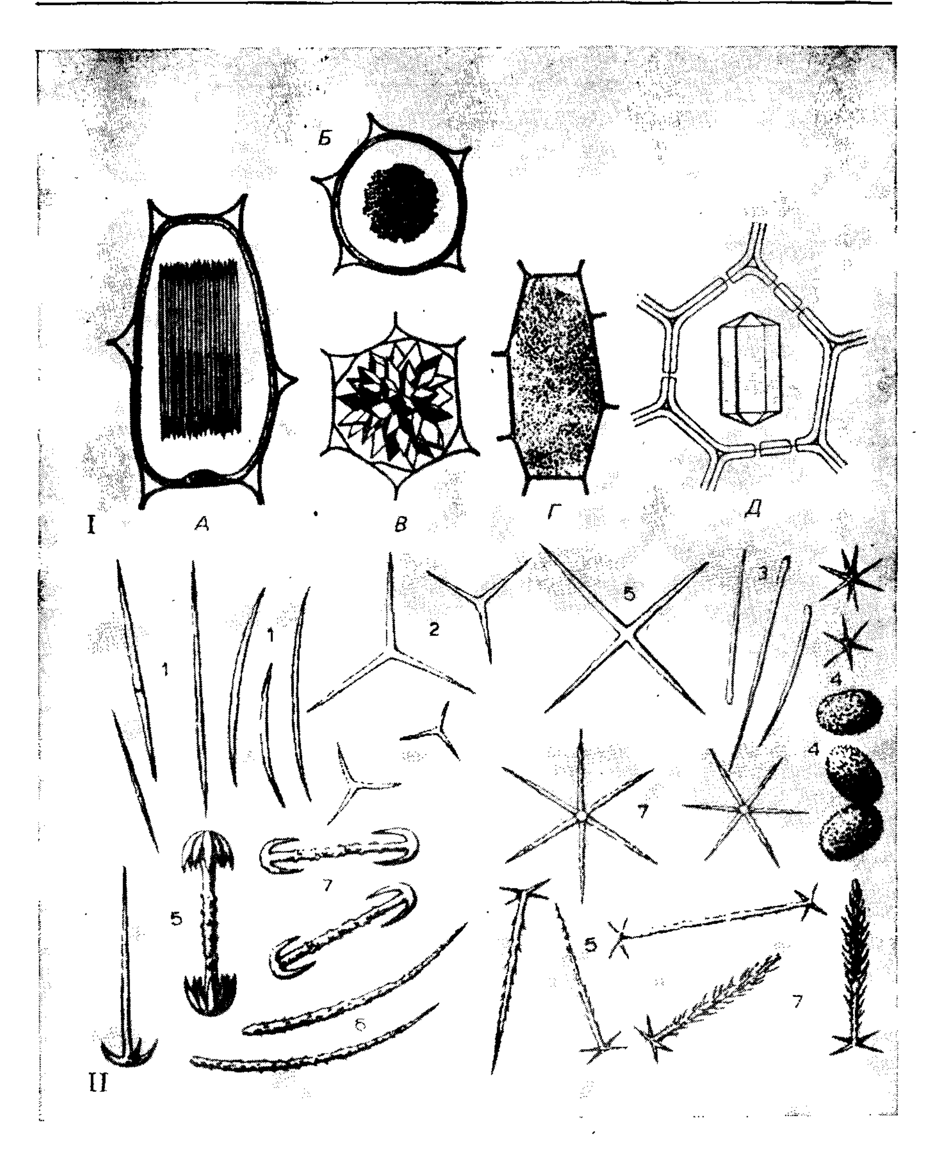


Рис. 9.6. Одно и то же химическое соединение принимает разные формы в разных клеточных средах. *I*. Моногидрат щавелевокислого кальция: различные формы кристаллов в клетках растений разных видов (Denffer et al., 1971). *А* и *Б* — соответственно продольный и поперечный разрезы рафид в *Impatiens*; *В* — друза в *Opuntia*; *Г* — «кристаллический песок» в *Solanum*; *Д* — тетрагональный кристалл дигидрата щавелевокислого кальция. *II*. Спикулы губок (Cabrera, 1936a): *1* — кальцит, монорадиальные; *2* — кальцит, трирадиальные; *3—7* — кремнеземные спикулы.

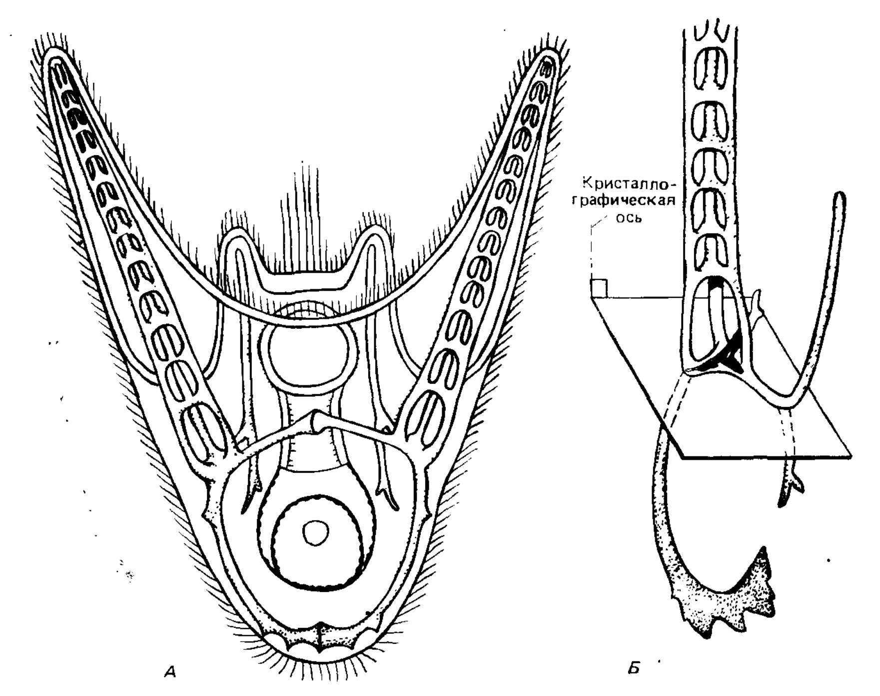


Рис. 9.7. *А*. Личинка морского ежа *Arbacia* со скелетными спикулами. *Б*. Каждая спикула, независимо от сложности формы, по оптическим свойствам представляет собой как бы часть едного кристалла кальцита, кристаллографическая ось которого параллельна главной длинной оси спикулы (Inoué, Okazaki, 1977).

и передаются клеткам мезенхимы, строящим биокристалл (Hörstadius, 1935, 1936).

По данным Иноуэ и Оказаки (Inoué, Okazaki, 1977), на начальных стадиях развития живых организмов кристаллы в них образуются с помощью тех же простых химических процессов, что и в неорганическом мире. Биокристаллы в клетке формируются при участии тех же межатомных взаимодействий, которые приводят к кристаллизации углекислого и фосфорнокислого кальция в чашке Петри (рис. 9.7). Только в ходе дальнейшего развития клетка использует информацию, поступающую от ядра, для придания кристаллам новых конфигураций. Иноуэ и Оказаки пишут: «В биокристаллах осуществляется драматическое взаимодействие между неуправляемыми молекулярными силами, стремящимися к образованию равновесной конфигурации при минимуме энергии, и организующей способностью живых клеток. Жизнь по необходимости подчиняется

законам неодушевленной природы, но вместо того, чтобы использовать грубую силу, она как бы канализирует поток энергии, направляя вещество на образование форм все более сложных и термодинамически маловероятных». Построение кристаллов в клетке осуществляется с использованием сил межатомного взаимодействия и подчиняется законам физической химии. Роль генов сводится к второстепенным совершенствованиям формы (гл. 25).

Основные типы паттернов, свойственных растениям, проявляются уже у минералов

Считается, что паттерны, характерные для растений и животных, определяются исключительно структурой их генов и хромосом. Однако на ближайших страницах мы покажем, что бóльшая часть этих паттернов, а возможно, и все они, уже присуща минералам. Более того, к таким минералам относятся и предельно простые по составу, даже состоящие из одного чистого элемента, например меди. Этн паттерны существовали в природе до появления генов, и возникали они независимо от сложности состава минерала.

Явление изоморфизма минералов и растений охватывает все основные морфологические характеристики последних: внешнюю форму организма, ранние стадии роста, форму ствола, листьев, строение цветков и плодов.

Разветвленные структуры, характерные для многих видов водорослей, например *Fucus bifurcatus*, встречаются уже у дендритов — самородков меди. В неокисленном состоянии атомы меди, соединяясь друг с другом, образуют структуры, называемые в минералогии «дендритными». Минералоги давно указывалн на сходство роста минерала и дерева (греческое слово *dendron* означает дерево) (рис. 9.8). Различные фигуры могут возникать и на более простых этапах эволюции природы, чем этап образования минералов. Чисто физическое явление — электрический разряд — сопровождается появлением рисунка, мало чем отличающегося от рисунка, характерного для поперечного сечения корня растения, морской звезды *Gorgonocephalus* или нервной системы *Antedon*. От центра исходят извилистые линии, картина ветвления которых во всех четырех случаях настолько сходна, что трудно указать различия между ними (рис. 9.9).

Развивающиеся органы растений, например молодые побеги папоротника *Pteridium aquilinum*, настолько похожи на кристаллы льда, получающиеся прн конденсации водяных паров, что эти кристаллы часто называют «растениеподобнымн образованиями». У обеих структур одинаковые углы искривлений,

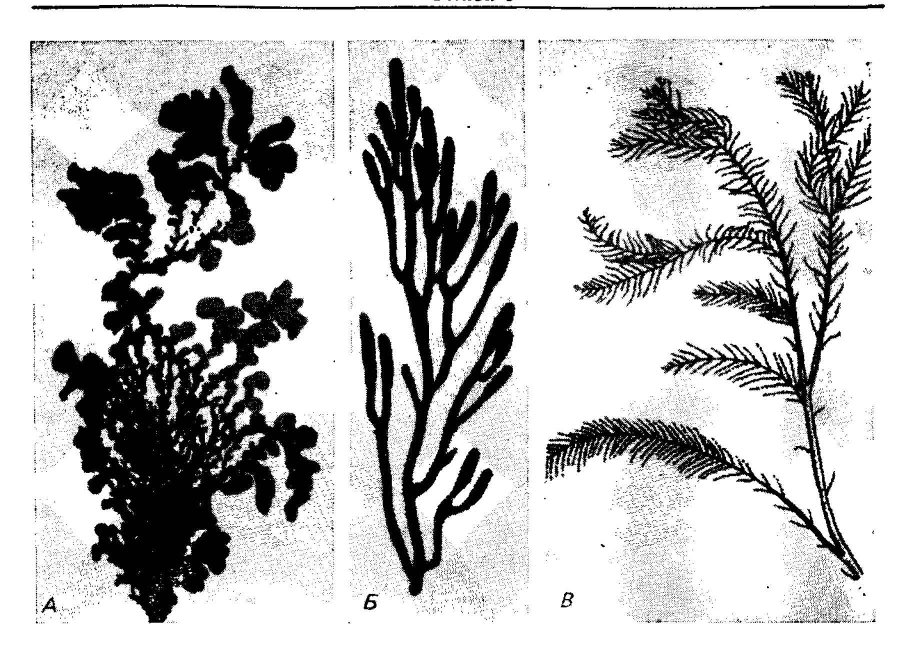


Рис. 9.8. Формы ветвистых тел. *А*. Минерал: дендрит самородной меди (Desautels, 1968). *Б*. Растение: водоросль *Fucus bifurcatus* (Wettstein, 1944). *В*. Беспозвоночное: ветка колонии гидроида *Aglaophenia* (Barnes, 1980). Иллюстрация составлена автором.

сходные формы ветвей, имеющих одинаковые наклоны и заостренные концы. Эти рисунки, характерные для кристаллов льда и папоротника, наблюдаются и у представителей животного царства, например у личиночной стадии стеблевидной морской лилии (рис. 9.10).

Центральный орган большинства растений — стебель или ствол — имеет конструкцию, наблюдающуюся у ряда минералов. Один из них, малахит, содержащий углекислую медь, образует характерные концентрические кольца неравной толщины, разделенные на сектора с закругленными краями. Замечательно сходны с этой картиной поперечный срез стебля растения сем. Bignoniaceae и фигуры, образуемые бактериальной культурой (рис. 9.11). Эти два последних объекта имеют общую биологическую особенность: оба они образуются в результате последовательных наслоений новых поколений клеток по периферии вокруг центра роста. Минерал также растет путем последовательного образования молекулярных слоев вокруг одного центра.

Можно привести еще два примера структур, формирующихся подобно стенкам стебля; одни из них образуются в ходе

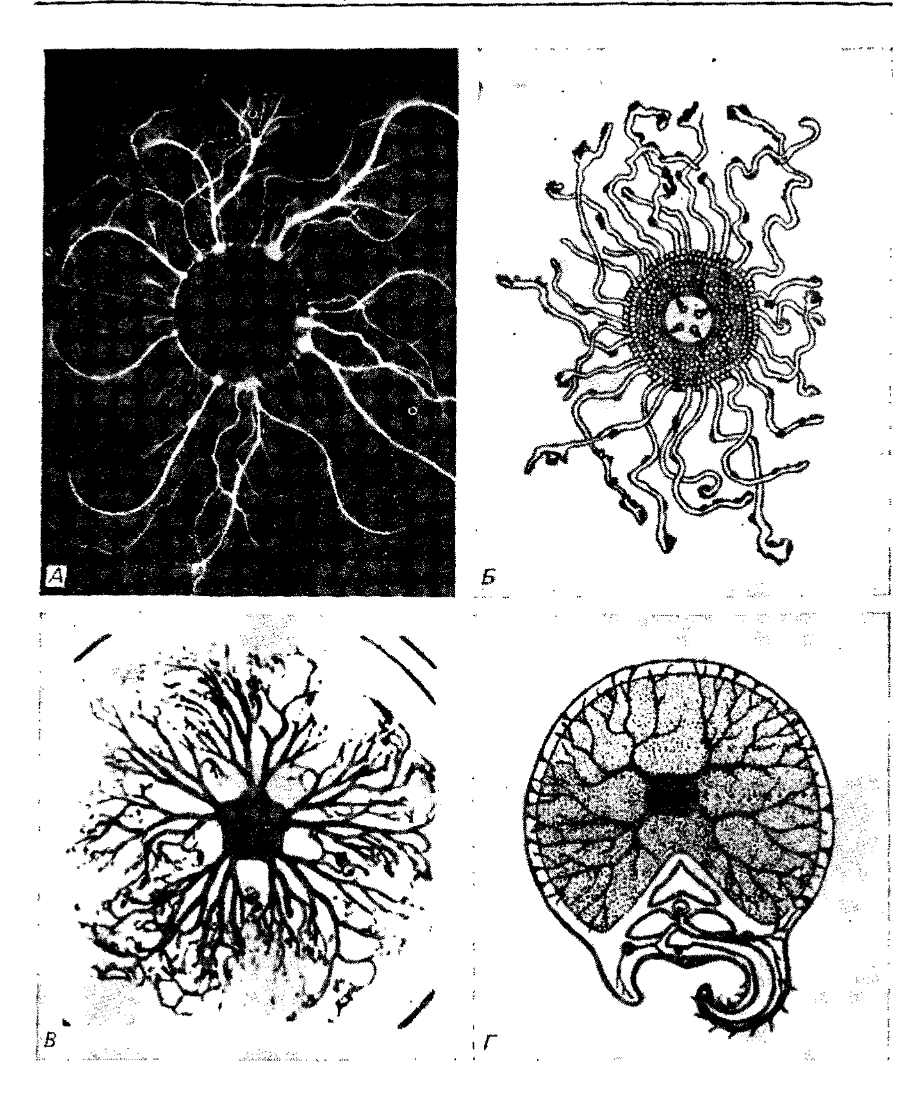


Рис. 9.9. Ветвящиеся фигуры, наблюдающиеся в ходе различных процессов и в разных биологических структурах. *А*. Физический процесс: электрический разряд (Feininger, 1956). *Б*. Растение: поперечный разрез молодого корешка (Denffer et al., 1971). *В*. Беспозвоночное: морская звезда *Gorgonocephalus* (Barnes, 1980). *Г*. Беспозвоночное: поперечный разрез щупальца *Antedon* (Pierantoni, 1944). Иллюстрация составлена автором.

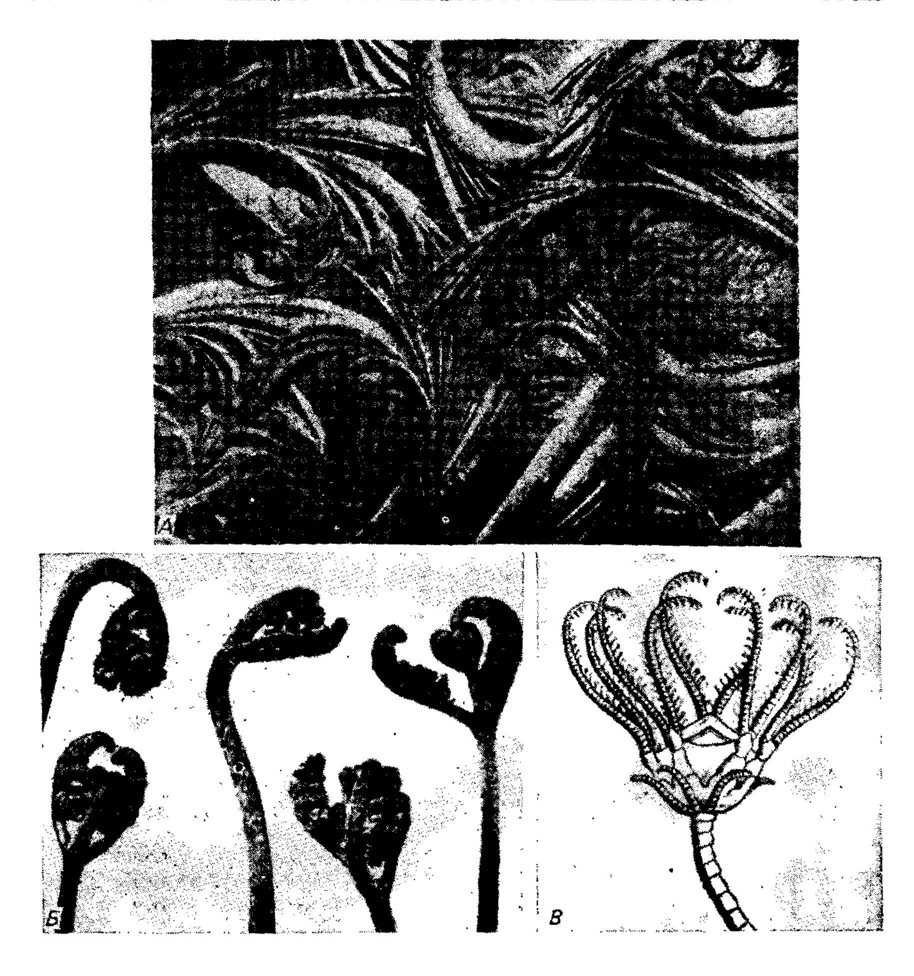


Рис. 9.10. Растущие кристаллы и органы. *А*. Молекулы: кристаллы льда, образовавшиеся из конденсирующихся паров воды (Cabrera, 1937). *Б*. Растение: молодые побеги папоротника *Pteridium aquilinum* (Cabrera, 1936b). *В*. Беспозвоночное: личиночная стадия стеблевой морской лилии (Pierantoni, 1944). Иллюстрация составлена автором.

простой физико-химической реакции. Это — давно известные кольца Лизеганга, появляющиеся при диффузии в желатине компонентов смеси растворов азотного серебра и двухромовокислого калия. При этом образуются периодически расположенные кольца осадка хромата серебра на желатине. Минералоги отмечали сходство этой картины с рисунком агата (Rinne, 1928). Кольца, наблюдающиеся на срезе этого минерала, об-

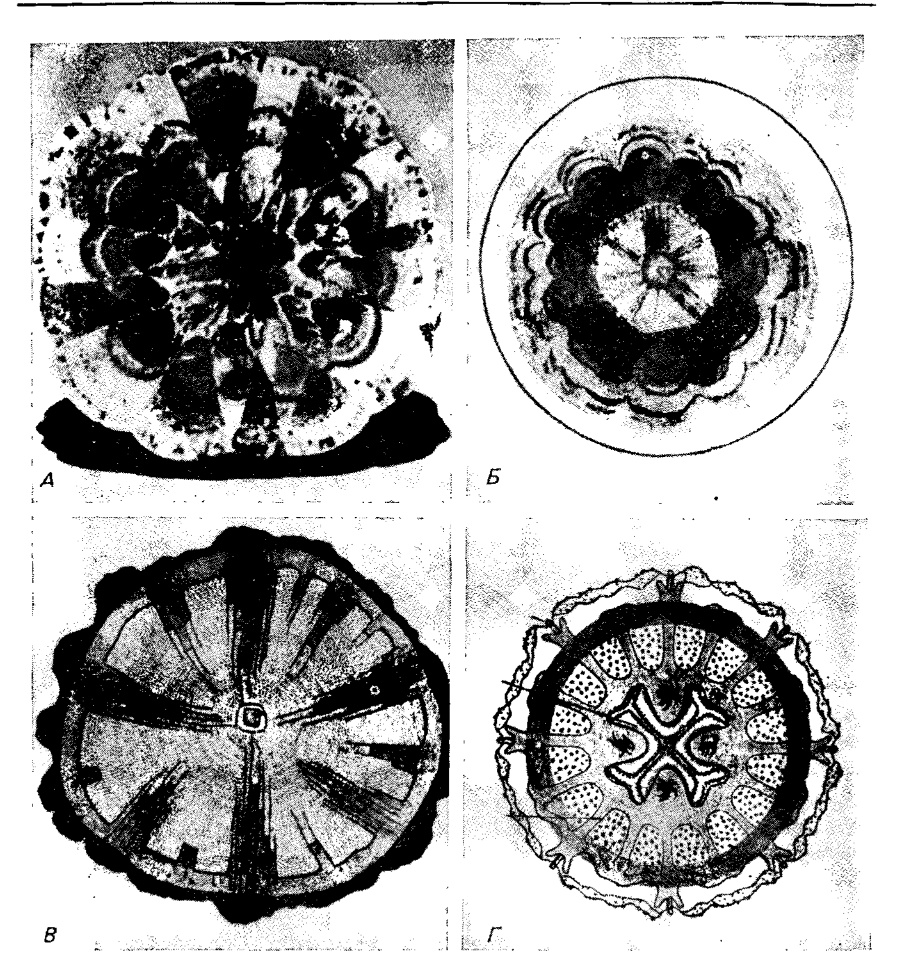


Рис. 9.11. Структура, характерная для среза ствола. *А*. Минерал: малахит (углекислая медь $Cu_2[(OH)_2CO_3]$) (Desautels, 1968). *Б*. Бактериальная культура: радиальный рост *Bacterium anthracis* на желатине (Wettstein, 1944). *В*. Растение: поперечный разрез стебля растения сем. Bignoniaceae (Strasburger, 1943). *Г*. Беспозвоночное: личинка медузы *Rhizostoma* (Perrier, 1936). Иллюстрация составлена автором.

разовывались растворенными соединениями железа, проникавшими в кремнеземный гель, накапливавшийся слоями. Их рисунок сходен с картиной поперечного среза стебля растения *Mucuna altissima* (рис. 9.12).

После корня и стебля следующим по важности органом является лист. Самородки чистого золота в нативном состоянии

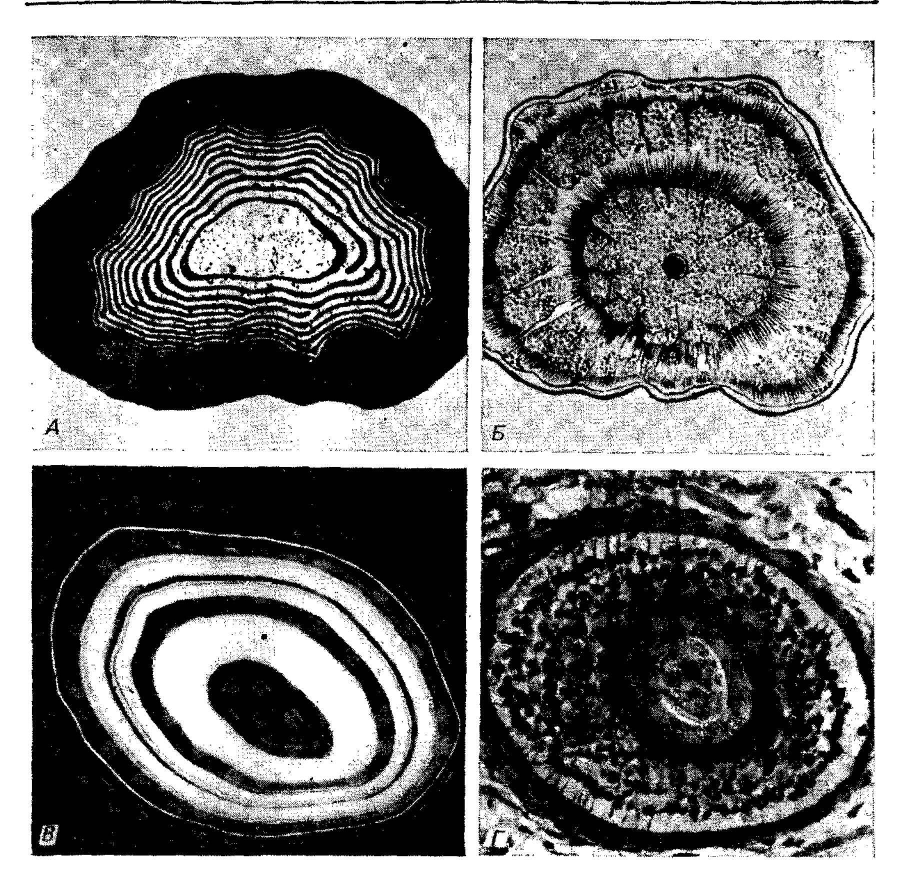


Рис. 9.12. Слоистые кольцевые структуры. *А*. Молекулярный процесс: кольца Лизеганга в смеси азотнокислого серебра и двухромовокислого калия в желатине (Rinne, 1928). *Б*. Растение: поперечный разрез стебля *Mucuna altissima* (сем. Papilionaceae) (Strasburger, 1943). *В*. Минерал: агат; растворенные минералы осаждаются слоями в тонкозернистом кварце (Desautels, 1968). *Г*. Позвоночное: поперечный разрез основания волоса в коже человека (Nachtigall, Kage, 1980). Иллюстрация составлена автором.

очень похожи на листья папоротника *Dryopteris*, которые в свою очередь нелегко отличить от усика насекомого *Samia californica* и от скелета *Captorhinus* (рис. 9.13). Структуры, напоминающие цветок, встречаются уже у минералов. На цветок *Cycadeoidea* похож арагонит ($CaCO_3$), а также беспозвоночные, обычно называемые морскими анемонами или морскими цветами (рис. 9.14). Другой минерал, ангидрит (безводный сульфат кальция), образует кристаллы, напоминающие цветок кувшинки *Nymphaea* (рис. 9.15).

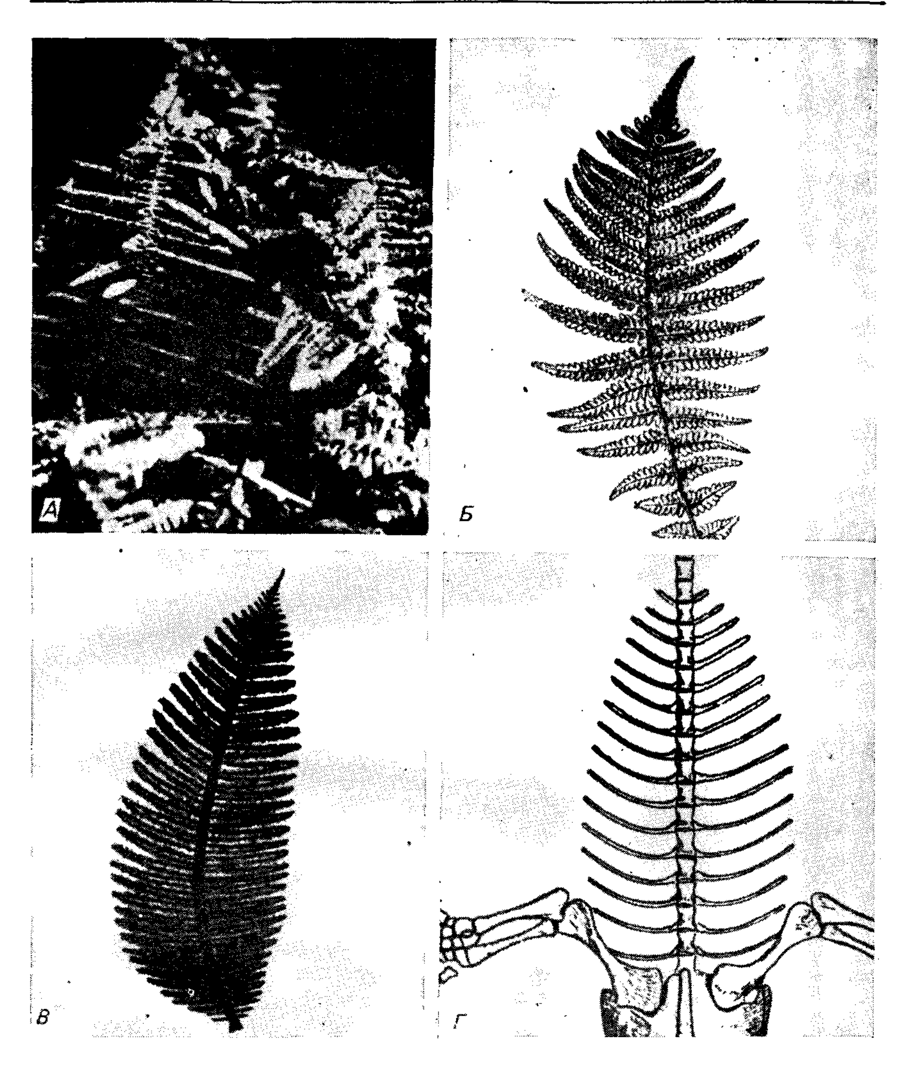


Рис. 9.13. Листовидные структуры. *А*. Минерал: самородок чистого золота (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Растение: лист папоротника *Dryopteris filix-mas* (Denffer et al., 1971). *В*. Беспозвоночное: антенна насекомого *Samia californica* (Jung, 1920). *Г*. Позвоночное: часть скелета *Captorhinus* (пресмыкающееся) (Gregory, 1974). Иллюстрация составлена автором.

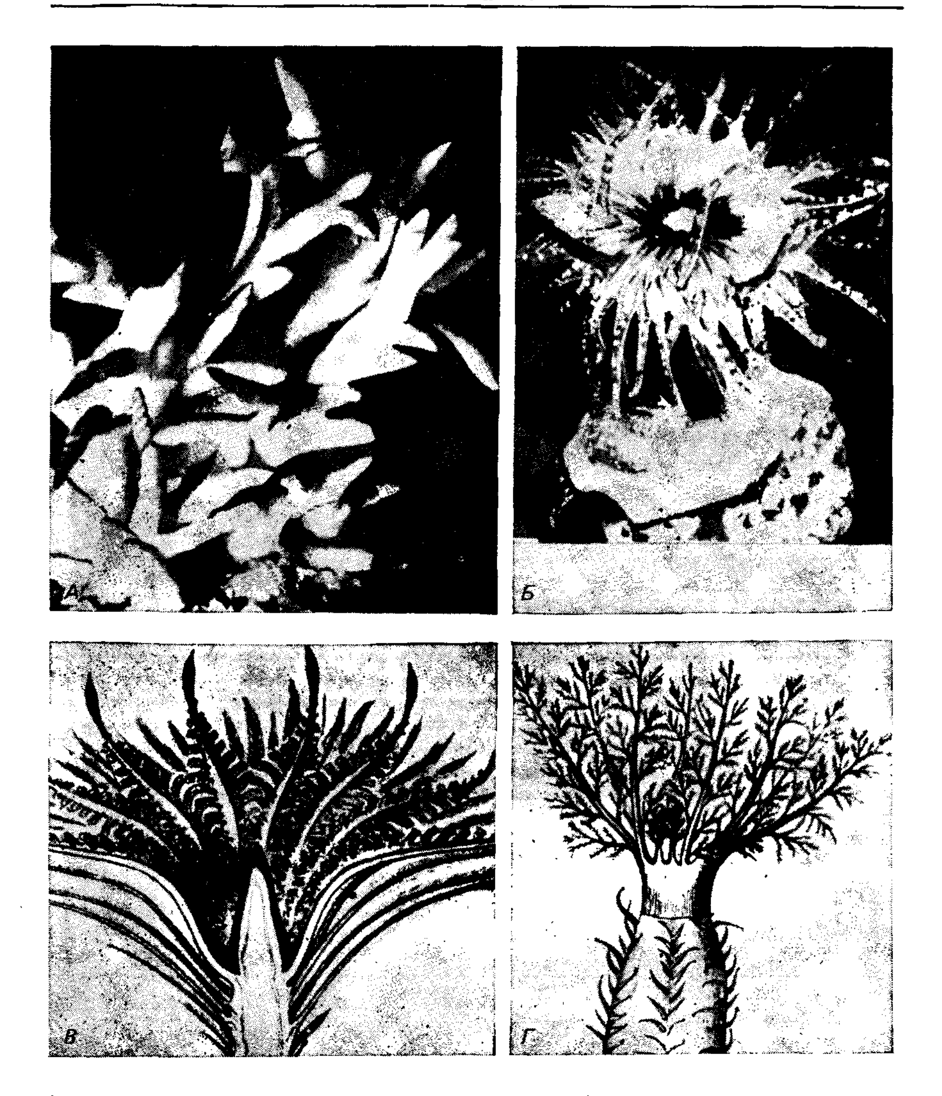


Рис. 9.14. Структуры, напоминающие цветок. *А*. Минерал: арагонит — карбонат кальция с большей плотностью, чем кальцит (Ehrhardt, 1939). *Б*. Беспозвоночное: актиния с ее «жалящими» щупальцами (Wheeler, 1940). *В*. Растение: продольный разрез цветка *Cycadeoidea ingens* (Strasburger, 1943). *Г*. Беспозвоночное: голотурия *Cucumaria planci* (Pierantoni, 1944). Иллюстрация составлена автором.

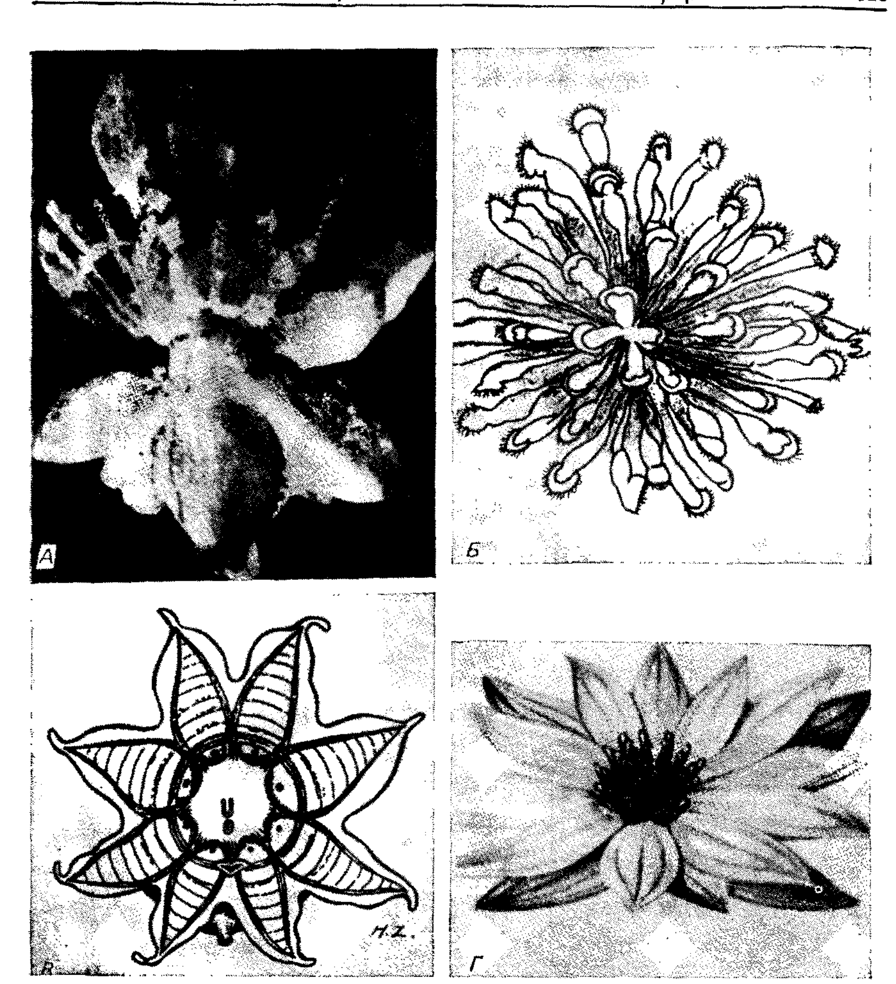


Рис. 9.15. Структуры, напоминающие цветок. *А*. Минерал: кристаллы ангидрита, безводного сульфата кальция $CaSO_4$ (Ehrhardt, 1939). *Б*. Беспозвоночное: колониальная пелагическая коловратка *Conochilus volvox* (Rotifera) (Barnes, 1980). *В*. Беспозвоночное: свободно плавающая асцидия *Octacnemus* (Chordata) (Grerogy, 1974). *Г*. Растение: цветок *Nymphaea elegans* (сем. Nymphaeaceae) (Heywood, 1978). Иллюстрация составлена автором.

Фрукты также имеют форму, встречающуюся у минералов,— например многие шаровидные и яйцевидные плоды апельсинов и груш; такие же формы бывают у минералов псевдомалахнта и фишерита, как, впрочем, и у некоторых одиночных клеток (рис. 3.7 и 10.6). Поверхность плода *Durio zibethinus* покрыта семенами, трудно отличимыми от кристаллов (рис. 9.16).

Что означает изоморфизм минералов и растений?

Подведем итог приведенным выше примерам изоморфизма.
Самородная медь — конфигурация водоросли.
Электрический разряд — сечение корня.
Кристаллы льда — побеги папоротника.
Малахит — разрез стебля.
Агат — разрез стебля.
Самородок золота — лист папоротника.
Арагонит — разрез цветка.
Ангидрнт — цветок кувшинки.
Псевдомалахит — плоды.
Кальцит — поверхность плода.

Этот список кажется набором разрозненных фактов. Таким и было отношение к нему биологов; факты подобия считались случайными и не заслуживающими внимания. Можно, конечно, сказать, что в водорослях мало меди, а листья не состоят из золота, и это безусловно правильно. Дело, однако, в том, что коренные причины этих явлений скрыты глубже, поэтому их не заметили.

Ключ к пониманию причин изоморфизма дает нам изучение эволюции минералов. Одинаковые кристаллические формы образуют минералы самого разного химического состава. Следовательно, форма определяется не составом; существует общая химическая основа изоморфизма, не всегда явная. Это может быть химический радикал, атомная группировка или электронная конфигурация. Некоторые минералы с одинаковой формой кристаллов содержат и одинаковые химические радикалы.

Итак, и у минералов, и у растений идентичность или сходство формы не обязательно связано с идентичностью химического состава. В основе изоморфизма может лежать определенная атомная или электронная конфигурацня. Конкретная физико-химическая ее идентификация пока неосуществима, но иначе и не может быть, поскольку само явление обнаружено впервые.

Аналогичные соображения справедливы и для явления «электрического» изоморфизма. Конечно, корень растения для своего роста не нуждается в электрическнх разрядах. Однако в данном случае сходство может означать, что электроны, про-

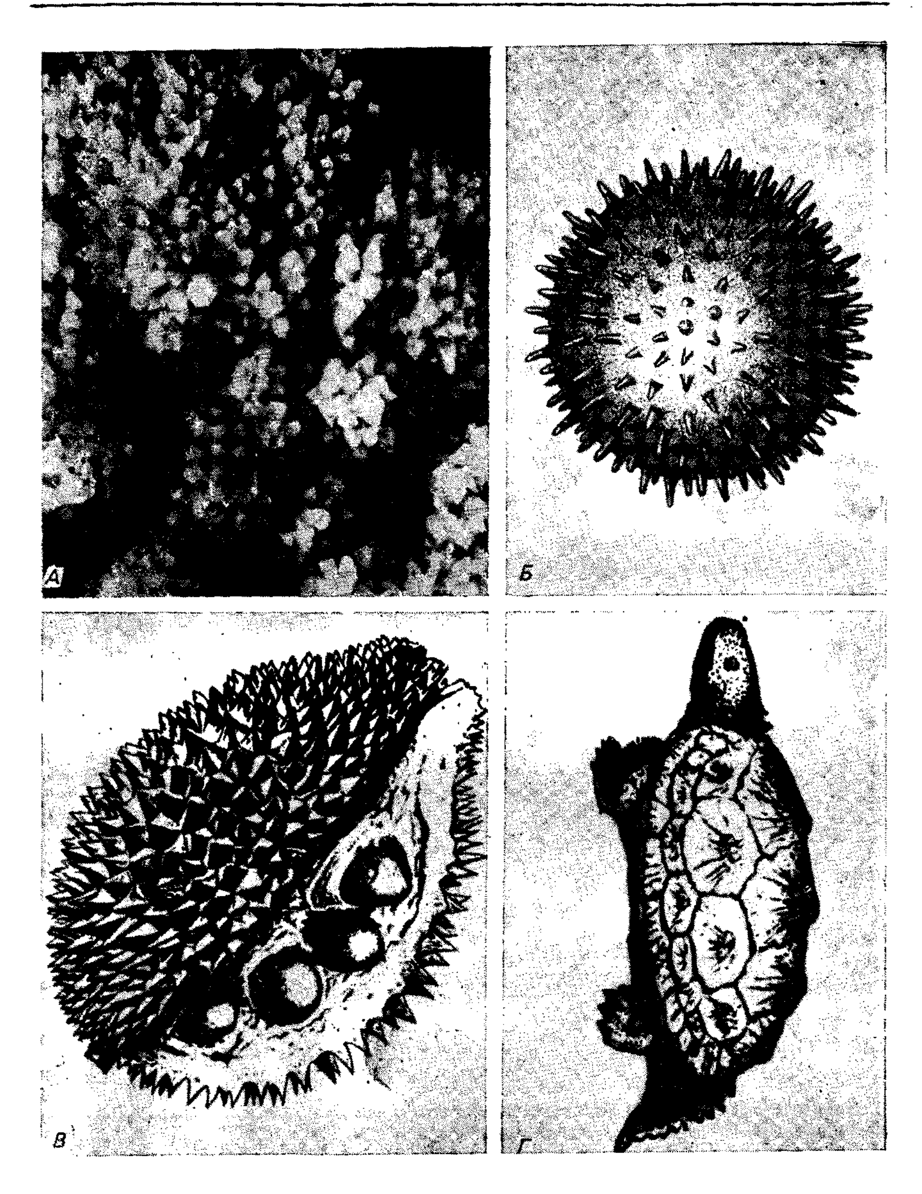


Рис. 9.16. Образование кристаллов у растений и животных. *А*. Минерал: друзы кальцита — карбоната кальция (Ehrhardt, 1939). *Б*. Растение: пыльцевое зерно *Lavatera* sp. (сем. Malvaceae) (Wiesner, 1985). *В*. Растение: плод *Durio zibethinus*; в разрезе видны семена (Wettstein, 1944). *Г*. Позвоночное: триасовая черепаха *Proganochelys* (Colbert. 1980), Иллюстрация составлена автором.

ходящие с высокой скоростью через газ, ведут себя подобно электронам в составе атомов, участвующих в росте корня. Подобие может зависеть не только от атомной или электронной структуры веществ; столь же существенное значение могут иметь давление, температура, свойства газообразной или жидкой среды, в которой вещества распространяются. Эти параметры до сих пор не изучались, потому что им не придавали значения в данной связи. Объяснить, что собой представляют конкретные случаи изоморфизма, и выявить то общее, что скрыто в его основе, смогут только дальнейшие исследования. Я пытаюсь лишь дать толчок изучению конфигурации у растений, основанному на учете чисто физико-химических факторов.

Основные паттерны, характерные для животного мира, наблюдаются уже у минералов

Какое отношение могут иметь формы минералов к таковым у животных и даже у человека? Как это ни удивительно, большая часть геометрических форм, рисунков, фигур, встречающихся в структурах органов и тканей у животных, наблюдается уже у минералов и образуется в ходе простых физико-химических процессов.

Извилины головного мозга человека часто связывали с таким важным качеством, как интеллект. Однако аналогичный рисунок мы обнаруживаем уже у беспозвоночных, растений и при чисто физико-химических процессах. Коралл *Meandrina cerebriformis* так похож на мозг человека, что натуралисты назвали его мозговым кораллом. Рисунок, наблюдаемый на срезе гриба *Tuber rufum*, также трудно отличить от изображения мозга. Сходные извилистые структуры возникают под действием магнитного поля в смеси жидкостей, одна из которых является взвесью частиц магнетита в керосине (рис. 5.7 и 9.17).

Еще одну деталь, свойственную организму человека, можно найти у минералов. Швы, соединяющие кости черепа у человека, по своему рисунку очень похожи на швы у раковин ископаемых головоногих, у растительных клеток и в цинковой обманке (руда сульфида цинка). Общим для всех указанных четырех уровней организации является сжатие, испытанное частями материала, однако этого объяснения явно недостаточно (рис. 9.18).

Общие внешние черты строения скелета животного, усика насекомого, листа растения, самородка золота иллюстрирует рис. 9.13.

Ветвящиеся структуры, характерные для птичьего пера, прослеживаются также у снежинок, у кремнеземных скелетов простейших — радиолярий (рис. 9.19). На чешую панголина — млекопитающего, поедающего муравьев, — похожи поверхность

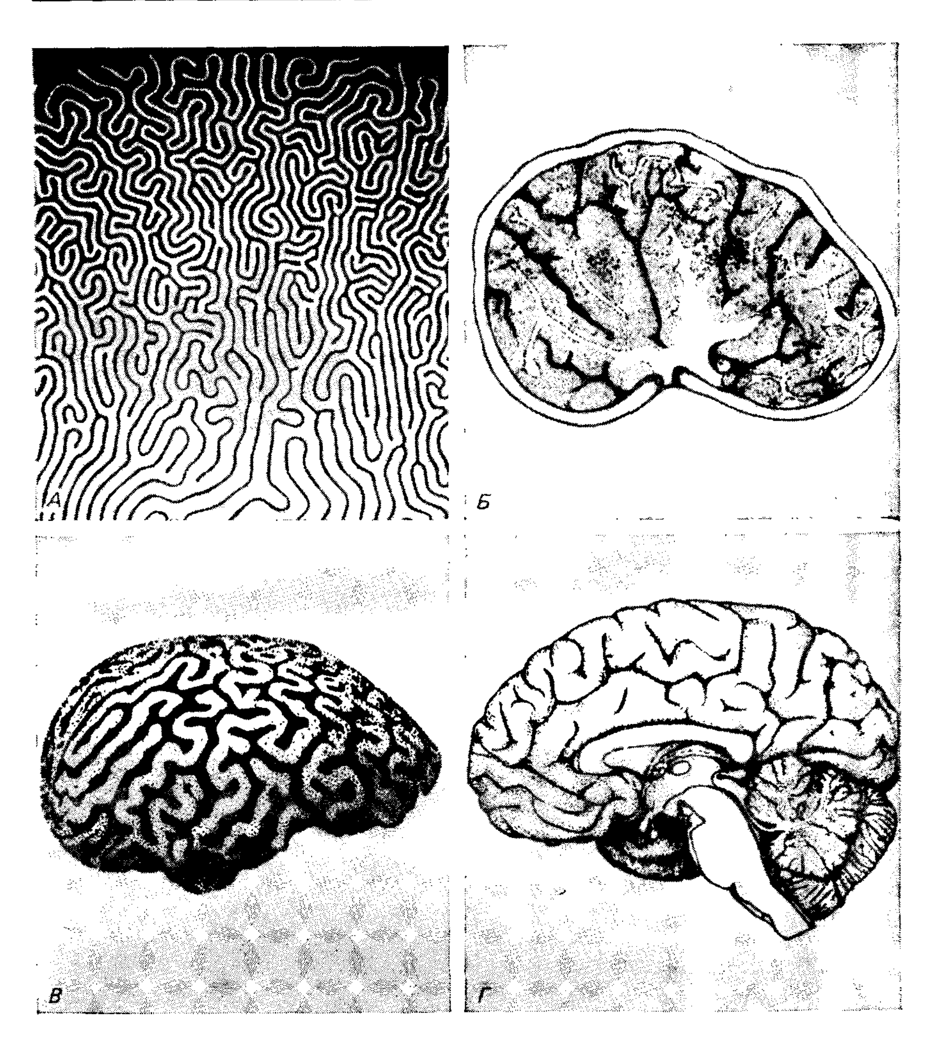


Рис. 9.17. Извилины. *А*. Минеральная среда: рисунок, напоминающий лабиринт; он возникает при контакте магнитной жидкости (темное поле) с несмешивающейся немагнитной (светлое поле) в однородном горизонтальном магнитном поле. Магнитная жидкость представляет собой суспензию тонкоизмельченного порошка минерала магнетита в керосине (Rosensweig, 1982). *Б*. Растение: поперечный разрез плодового тела гриба *Tuber rufum* (Strasburger, 1943). *В*. Беспозвоночное: мозговой коралл *Meandrina cerebriformis* (Matthews, Carington, 1972). *Г*. Позвоночное: правое полушарие мозга *Homo sapiens*, вид с внутренней стороны (Romer, Parsons, 1978). Иллюстрация составлена автором.

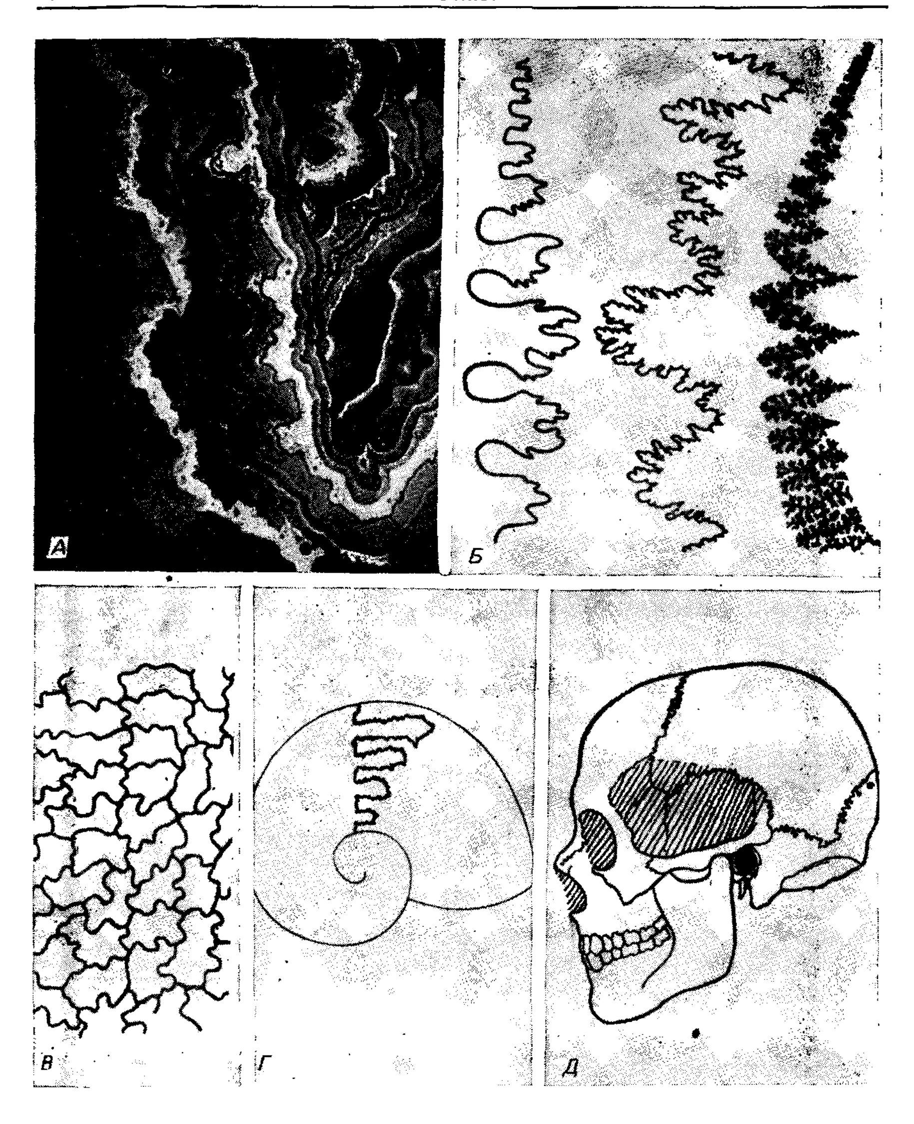


Рис. 9.18. Швы. *А*. Минерал: конкреция цинковой обманки — руды сульфида цинка, или сфалерита (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Беспозвоночное: швы у аммоноидов, имеющие разную величину зубцов (Shepherd, 1939). *В*. Растение: кутикула одного из видов *Sagenopteris*, папоротника юрского периода (Babin, 1980). *Г*. Беспозвоночное: у аммоноидов, ископаемых головоногих, имеются швы различной степени сложности (Babin, 1980). *Д*. Позвоночное: швы в черепе *Homo sapiens* (Gregory, 1974). Иллюстрация составлена автором.

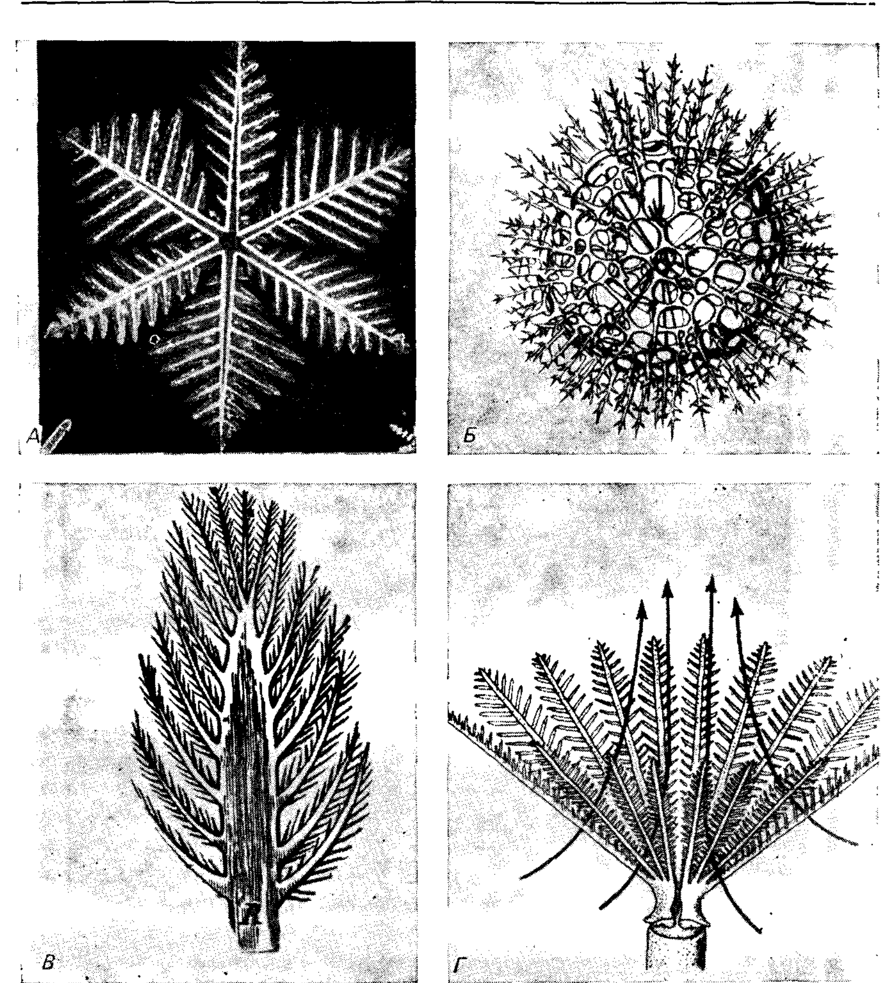


Рис. 9.19. Ветвистые структуры. *А*. Молекулярные образования: снежинка — кристалл с характерными лучами. (Desautels, 1968). *Б*. Простейшее: внутренний кремнеземный скелет радиолярии (Barnes, 1980). *В*. Позвоночное: перо птицы (Gregory, 1974). *Г*. Беспозвоночное: фильтр веерного червя *Sabella* (Barnes, 1980). Иллюстрация составлена автором.

шишки дерева, раковина моллюска *Conus*, кристаллы каменной соли (рис. 9.20).

Рога дикого барана (муфлона) имеют внешнюю форму и пластинчатое строение, характерное для раковины моллюска *Vermetus* и для изогнутых стопок кристаллов хлорита (силиката, сходного со слюдой) (рис. 9.21). Колючки тропической ры-

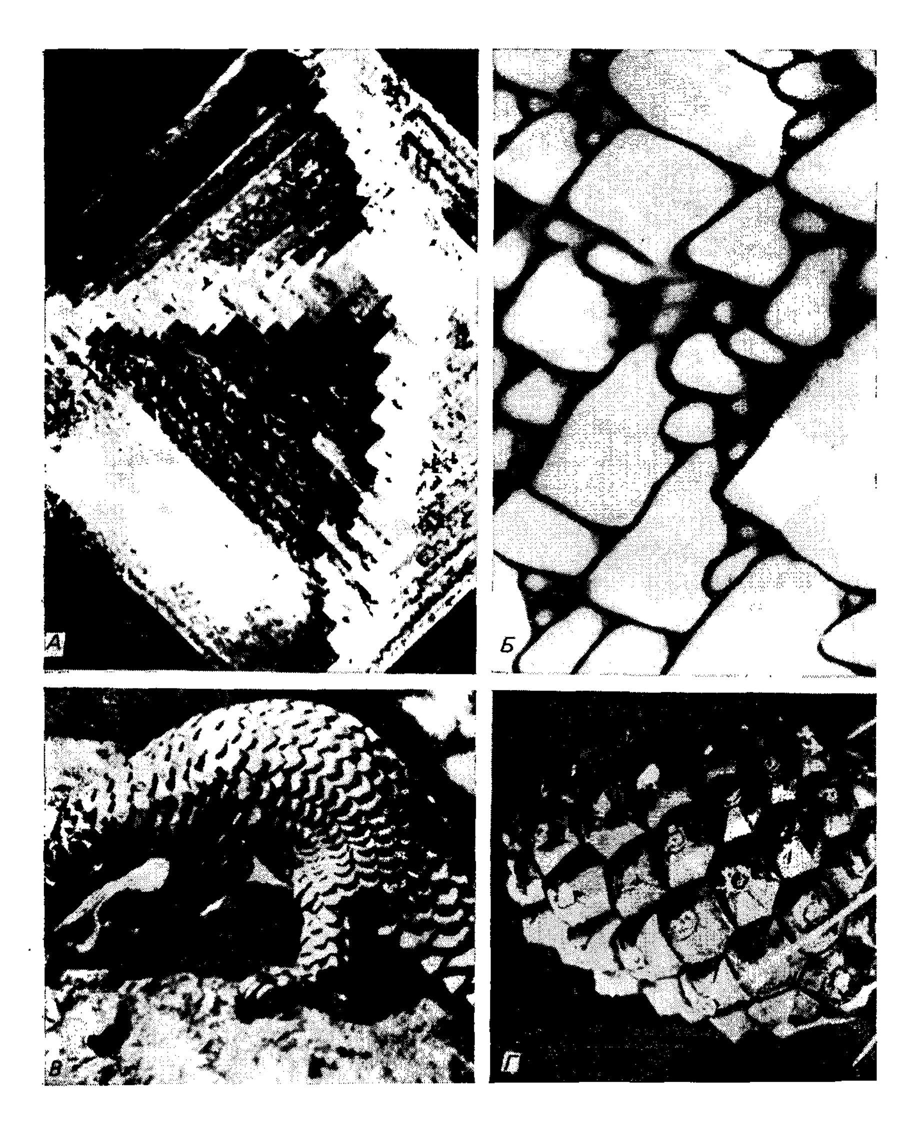


Рис. 9.20. Чешуйчатые образования. *А*. Минерал: крнсталлы поваренной соли (Ehrhardt, 1939). *Б*. Беспозвоночиое: поверхность раковины моллюска *Conus milneedwardsi* (Feininger, 1956). *В*. Позвоночное: чешуйчатый муравьед панголин *Manis temminckii* (южноафриканское млекопитающее) (Wheeler, 1940). *Г*. Растение: чешуйки плода *Pinus pinea* (Cabrera, 1936b). Иллюстрация составлена автором.

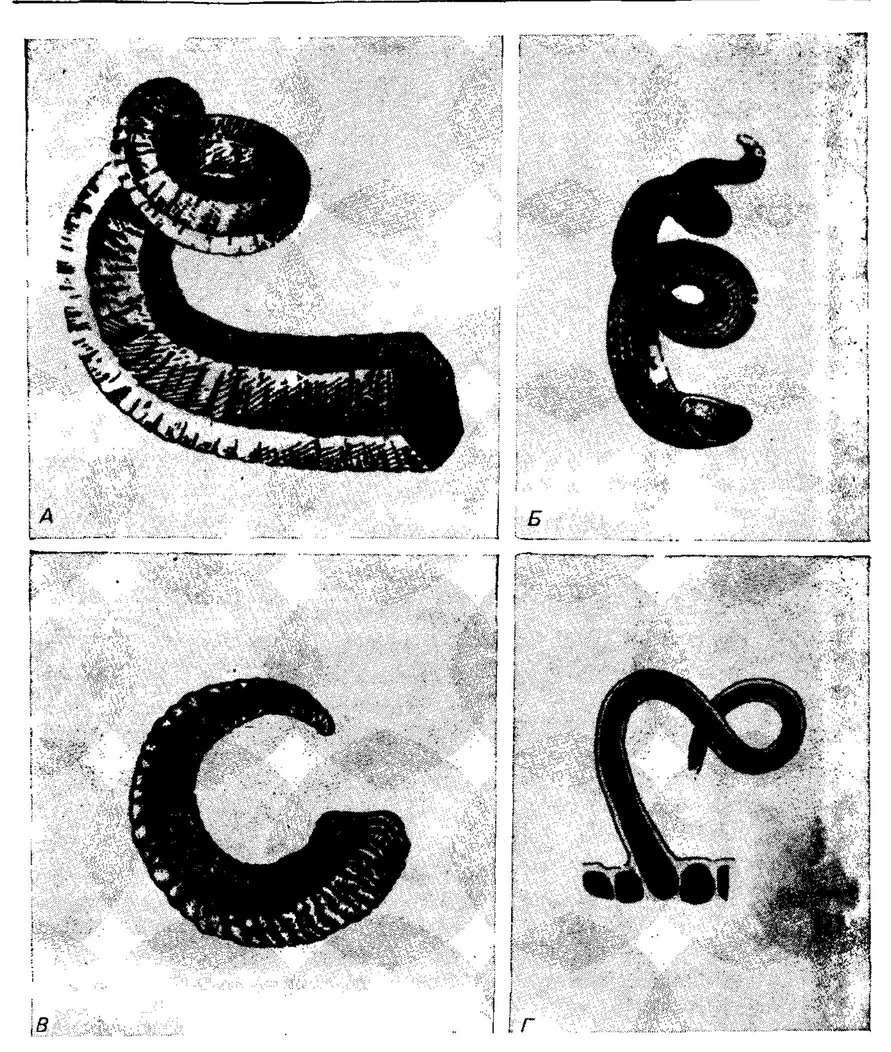


Рис. 9.21. Формирование роговидных структур. *А*. Минерал: изогнутые стопки кристаллов хлорита (Desautels, 1968). *Б*. Беспозвоночное: раковина моллюска *Vermetus dentiferus* (Hertwig, 1928). *В*. Позвоночное: рог дикого барана (муфлона) *Ovis ammon* (Reichholf, 1984). *Г*. Растение: одноклеточный волос *Althaea rosea* (сем. Malvaceae) (Coutinho, 1906). Иллюстрация составлена автором.

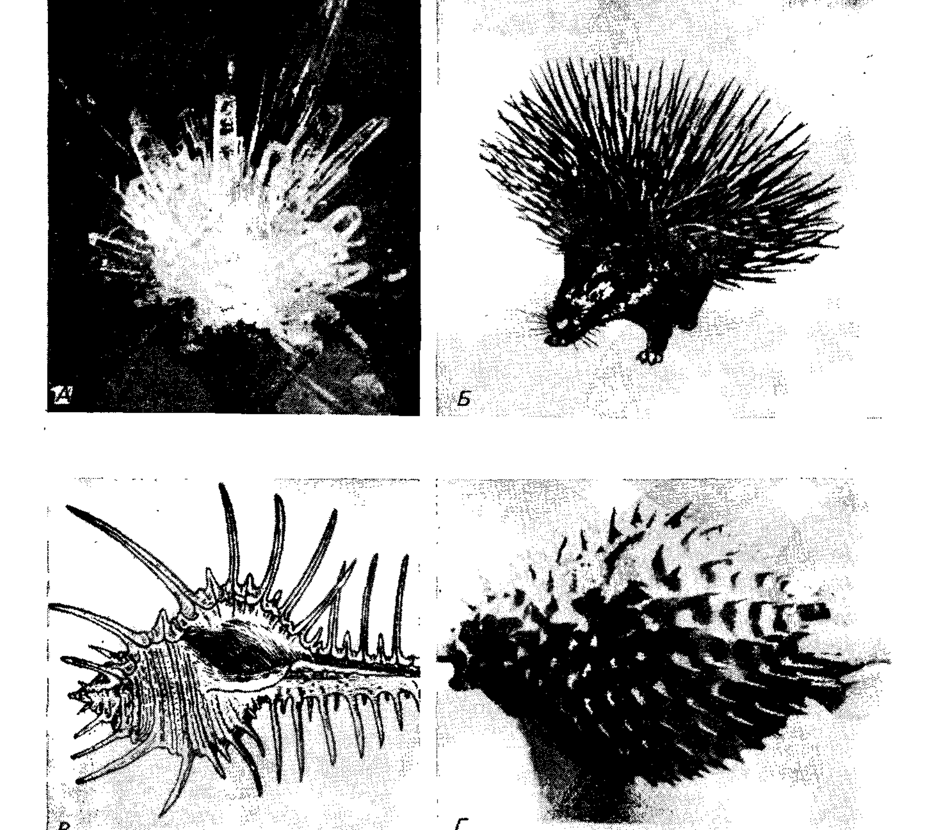


Рис. 9.22. Шипы. *А*. Минерал: кристаллы арагонита, карбоната кальция (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Позвоночное: индийский гребневой дикобраз *Hystrix indica* (Freeman, 1972). *В*. Беспозвоночное: длинные шипы моллюска *Murex triremis* (Gregory, 1974). *Г*. Позвоночное: тропическая рыба *Diodon hystrix* с оттопыренными шипами (Cabrera, 1935). Иллюстрация составлена автором.

бы *Diodon*, иглы гребневого индийского дикобраза, шипы моллюска *Murex* похожи на группу кристаллов арагонита, состоящего из карбоната кальция (рис. 9.22). Пластины динозавров и современных морских ежей рода *Heterocentrotus* напоминают кристаллы гипса (рис. 9.23). Панцирь ископаемой черепахи *Proganochelys* не очень отличается от кристаллических минеральных образований (рис. 9.16). Рога оленя, носорога, дву-

створчатого моллюска по конфигурации похожи на кристаллы арагонита (рис. 9.24). Четкий шестиугольный рисунок характерен для тела рыбы *Ostracion triqueter*, для гриба *Dictyophora*, для ячеистых глаз насекомых и для кристаллов известкового шпата (кальцита). В последнем случае наблюдается полная геометрическая идентичность. Рыба, растение, насекомое воспроизводят рисунок минерала без изменений (рис. 9.25).

Что означает сходство форм животных и минералов?

Итак, мы упомянули следующие случаи изоморфизма:

Магнетит в керосине — извилины мозга человека.

Сернистый цинк — швы в черепе человека.

Самородок золота — скелет животного.

Снежинки — птичьи перья.

Каменная соль — чешуя панголина.

Кристаллы хлорита — рога барана.

Кристаллы арагонита — иглы дикобраза.

Кристаллы гипса — пластины динозавров.

Кристаллы арагонита — рога оленя.

Кристаллы кальцита — шестиугольный рисунок глаза насекомого и тела рыбы.

На первый взгляд список кажется таким же набором разрозненных фактов, как и в случае изоморфизма растений; однако внешнее впечатление обманчиво. Магнитные частицы как будто не имеют никакого отношения к мозгу человека, но это может быть и не так. Недавно было обнаружено, что бактерии ориентируются в магнитном поле, так как содержат частицы магнетита (Frankel et al., 1979). В связи с этим небезынтересным представляется и наличие частиц магнетита в черепе голубей; по-видимому, именно с его помощью голуби ориентируются в геомагнитном поле (Walcott et al., 1979).

Рисунок, характерный для швов в черепе человека, прослеживается и в кристаллах сернистого цинка, но может встречаться и у других минералов. По-видимому, одной из причин его образования является сжатие материала. Химический же состав минерала может играть роль лишь постольку, поскольку он определяет сжимаемость, а по этому показателю материал должен быть близок к кости человека. Перья птиц и кристаллы льда, по-видимому, образуются в процессе непосредственного присоединения одородных молекул к некоему центру роста в воздушной среде (гл. 8). Такова может быть в данном случае основа сходства рисунка. Соответствие внешних форм самородка золота и части скелета с позвоночником также, вероятно, связано со свободным присоединением атомов в воздушной среде, с одной стороны, и свободных молекул в эмбриональной жидкости — с другой. Химический состав вещества

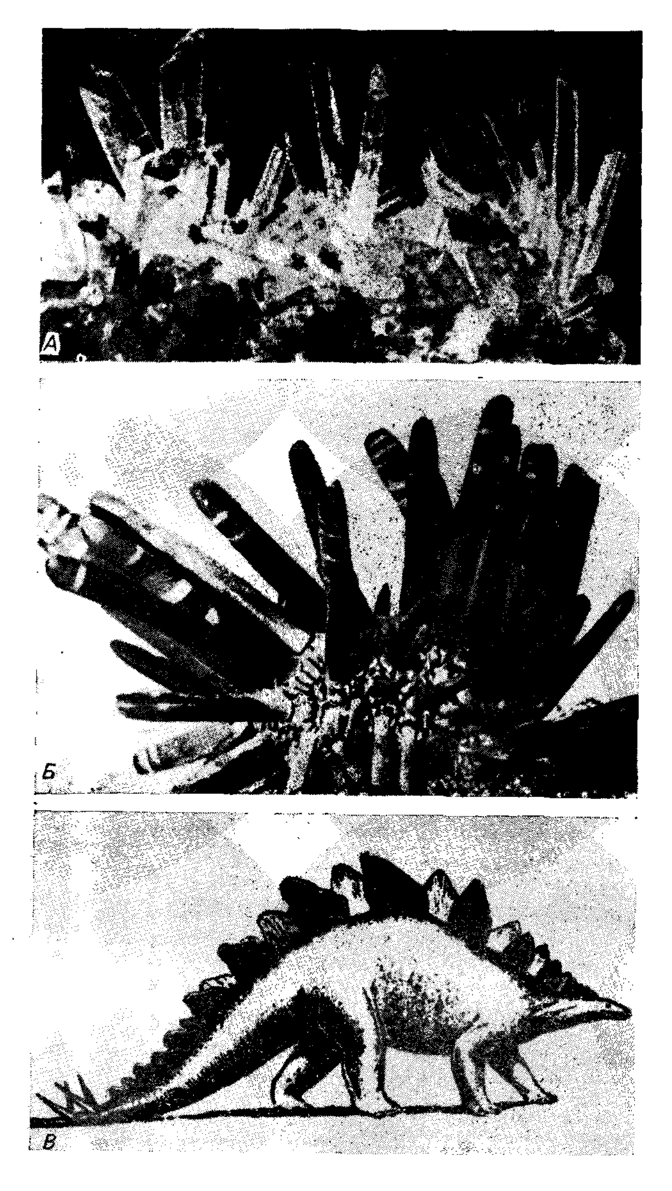


Рис. 9.23. Пластинчатые образования. *А*. Минерал: кристаллы гипса — селенита $CaSO_4 \cdot 2H_2O$ (Cabrera, 1937). *Б*. Беспозвоночное: морской еж *Heterocentrotus mamillatus*, у которого иглы превратились в большие пластины (Cabrera, 1936a). *В*. Позвоночное: ископаемый ящер *Stegosaurus* с большими спинными пластинами и хвостовыми шипами (Colbert, 1980). Иллюстрация составлена автором.

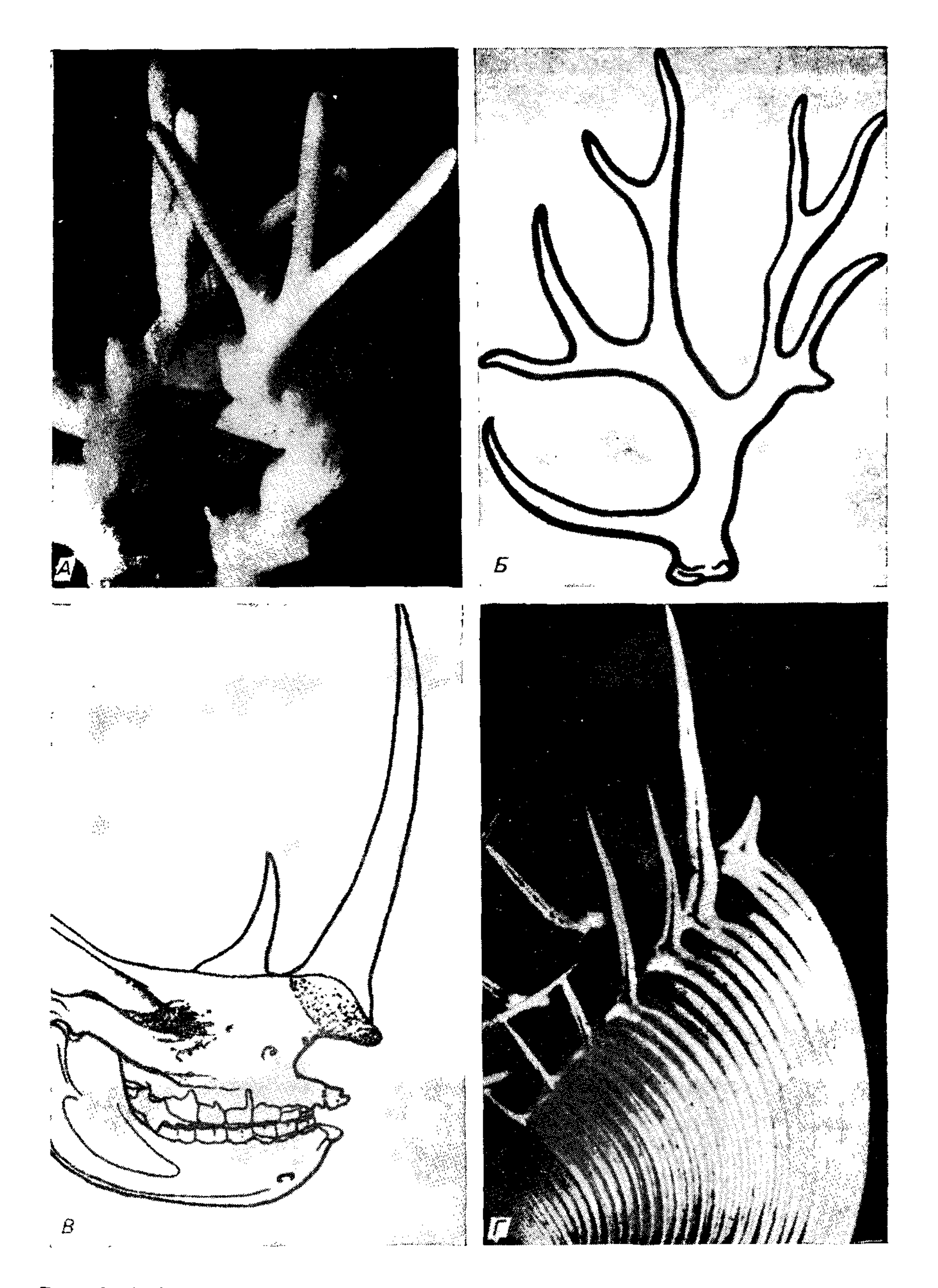


Рис. 9.24. Роговидные структуры. *А*. Минерал: кристаллы арагонита — карбоната кальция (Ehrhardt, 1939). *Б*. Позвоночное: рог оленя *Rucervus schomburgki* (Gregory, 1974). *В*. Позвоночное: череп носорога *Ceratotherium simum* (Gregory, 1974). *Г*. Беспозвоночное: моллюск двустворчатый *Pitar lupinaria* с острыми рогами (Stix et al., 1978). Иллюстрация составлена автором.

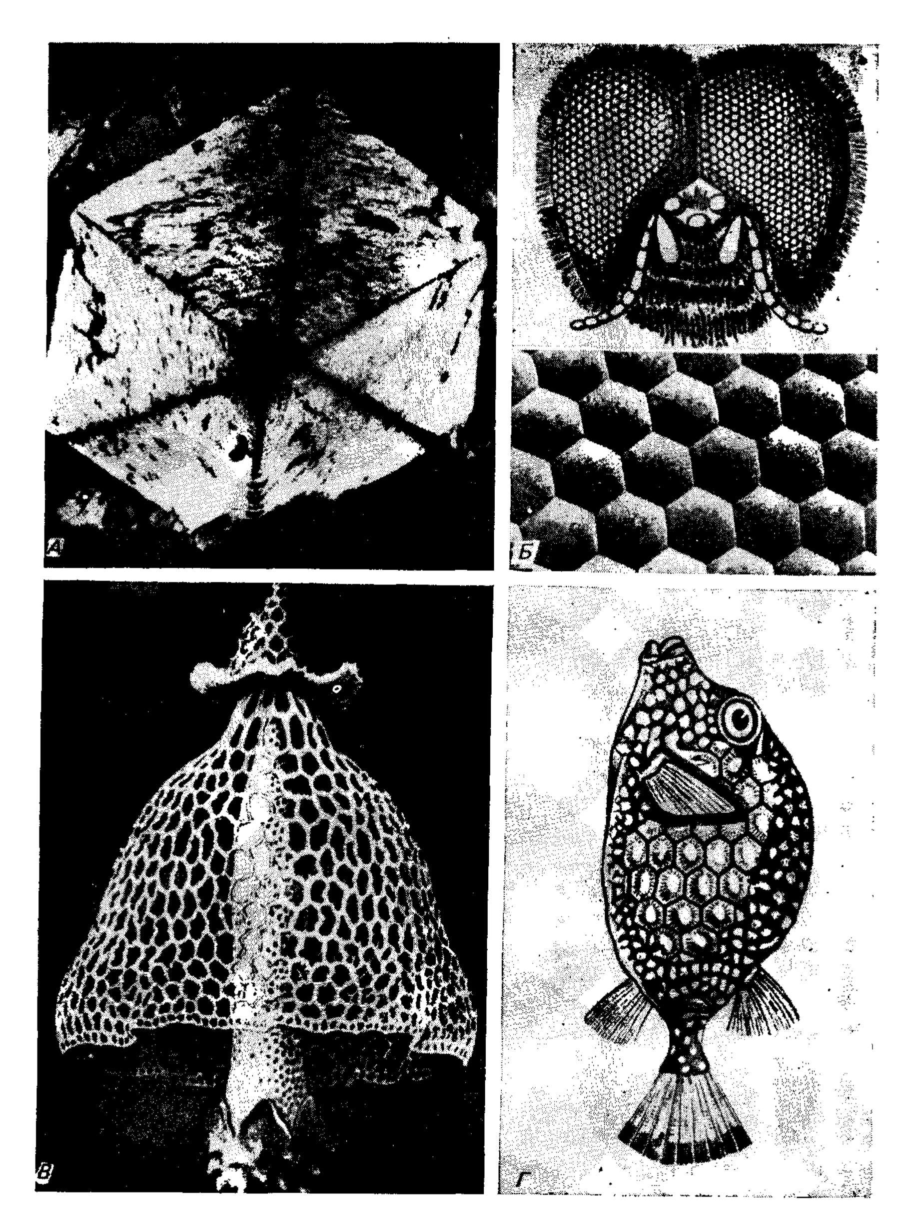


Рис. 9.25. Шестиугольный рисунок. *А.* Минерал: кристалл известкового шпата — кальцита $CaCO_3$ (Ehrhardt, 1939). *Б.* Беспозвоночное: *вверху* — голова насекомого с гексагональной структурой сложных глаз, *внизу* — микрофотография гексагональных линз глаза осы (Hertwig, 1928). *В.* Растение: гриб *Dictyophora phalloidea* (Kayser, 1943). *Г.* Позвоночное: рыба *Ostracion triqueter* (Pierantoni, 1944). Иллюстрация составлена автором.

здесь, возможно, менее важен, чем механизм его связывания структурой. Каменная соль образует слои чешуек, похожие на те, что покрывают тело панголина. Это не значит, что форму чешуи определяет хлористый натрий, содержащийся в клетках млекопитающего; наоборот — в этих случаях одинаковый эффект дают разные минеральные вещества. Сходство форм рогов барана, некоторых раковин и кристаллов хлорита весьма значительно. Совпадают не только радиусы кривизны. Во всех трех случаях видны стопки из последовательно наложенных сегментов постепенно уменьшающихся размеров. Таким образом, здесь изоморфизм обусловлен не только химическим составом, но и определенным способом укладки молекул в стопки.

И арагонит, и кальцит состоят из карбоната кальция, но такие же кристаллы дают и другие минералы, так что для образования игл и шипов тоже важен не столько химический состав, сколько структура, характерная для минералов.

Поразительны отчетливость и совершенство воспроизведения гексагональной структуры. Однако следует заметить, что шестиугольный рисунок глаза насекомых и чешуи рыб не обязательно должен быть образован кристаллами кальцита. Такие же геометрические фигуры свойственны и другим минералам. Существенно, что для создания чистых гексагональных форм ни рыбам, ни насекомым не нужны никакие гены; такие же структуры может с тем же успехом образовать и минерал.

Насекомое напоминает лист. Результат физико-химического изоморфизма

Растение может походить на животное, но и животное может напоминать растение. Есть насекомые, поразительно сходные по форме и цвету с листьями (рис. 3.8). До сих пор это объясняли естественным отбором. Я предлагаю другой, более простой механизм появления сходства по форме и окраске.

В чем конкретно заключается сходство листа и насекомого, каковы наиболее явные общие черты? Крылья насекомого имеют зеленый цвет и симметричные очертания, характерные для листа, на их поверхности видны выступы, подобные жилкам листа. Все эти элементы сходства обусловлены идентичностью атомно-молекулярной организации указанных структур. Основной ее особенностью у растений, как и у тела и органов животных, является симметрия (рис. 12.1); как мы говорили выше, и в растительном, и в животном царствах распространены ветвистые структуры (рис. 9.9 и 9.19). Формы, напоминающие лист, встречаются и у минералов (рис. 3.8 и 9.13). Выступы на лепестках цветов и на крыльях насекомых, как правило, настолько сходны, что их обозначают общим термином «жилки» (Henderson, Henderson, 1939).

В геноме насекомых, как и других животных, имеются гены, унаследованные от предков растений еще до разделения растений и животных многие миллионы лет назад. Часть этих генов может не проявляться; возможно, у насекомых они подавлены генами, характерными для животного генотипа. Однако совместное влияние унаследованных минеральной внутренней среды и древних «растительных» генов на определенные молекулярные механизмы может дать неожиданный результат: появляется насекомое, похожее на лист.

Очень важны данные о молекулярной природе зеленых пигментов, синтезируемых в организме насекомых. Можно было бы думать, что они совершенно отличны от аналогичных растительных пигментов, однако это не так. К пигментам насекомых относятся каротиноиды — продукты растительного происхождения — и порфирины, которые могут быть продуктами деградации хлорофилла. Обычный зеленый пигмент насекомых — инсектовердин — представляет собой комплекс белка с соединениями, имеющими синюю и желтую окраску; первое в ряде случаев представляет собой антоцианин, а второе — обычно каротиноид (Imms, 1970; Gilmour et al., 1970). Оба этих вещества являются основными растительными пигментами. Вряд ли возможно большее сходство молекул, определяющих окраску насекомых и листьев растений.

Мне представляется, что молекулярный механизм сходства между насекомым и растением проще и более приемлем в генетическом отношении, чем предположение о естественном отборе. Даже самая интенсивная дифференцировка в ходе репродукции вряд ли способна привести к такому сходству, если в организме насекомого не заложены заранее атомные, молекулярные импринты и гены растительного происхождения. К тому же внешнее сходство с листом отнюдь не должно коррелировать с условиями окружающей среды либо представлять собой прямую адаптацию, благоприятную или нет для животного или растения. Конвергенция возникает просто в силу того, что в данный период эволюции молекулярные механизмы могли породить только насекомые, внешне сходное с листом, и ничто другое. Организацией клеточных компонентов управлял физико-химический изоморфизм, который и определял, когда и каким образом насекомое должно было стать похожим на лист.

Животное копулирует с цветком

В работах, посвященных биологии орхидных растений, описывается ситуация поистине поразительная с точки зрения многих наблюдавших это явление натуралистов. Удивляет тот

факт, что насекомые практически копулируют с цветками некоторых родов орхидных. Явление это складывается из ряда компонентов. Цветки *Ophrys insectifera* и *O. apifera* по морфологии и окраске сходны с телом осы *Gorytes (Argogorytes)*. Эти цветки выделяют химическое вещество (феромон), запах которого привлекает к ним ос-самцов указанного рода. Последние появляются на свет за несколько недель до самок и в этот период не находят половых партнеров. Такие самцы садятся на цветки орхидных и пытаются копулировать с ними, делая соответствующие движения. Привлеченные формой, окраской и запахом цветка, они воспринимают его как партнера-самку (рис. 9.26). Во время этой половой активности пыльца цветка прилипает к голове осы. Так при перелетах насекомого от цветка к цветку происходит опыление (Mossberg, Nilsson, 1977).

Важный аспект этого биологического явления заключается в следующем: растение настолько уподобляется насекомому, что воспринимается им как партнер-самка. Благодаря выделению феромона подобие это становится таким полным, что биологи в большинстве своем сомневаются, чтобы такой результат мог дать естественный отбор. Это явление в основном обсуждалось еще до развития молекулярной биологии, и в то время найти ему объяснение было затруднительно. Однако натуралисты были совершенно правы, считая, что причины следует искать в чем-то другом помимо естественного отбора. Мы уже приводили данные о глубине сходства между растениями и животными (Lima-de-Faria, 1980b, 1983). У них общие истоки в мире атомов и минералов, одна и та же основа организации клеток и хромосом, много сходных биохимических и генетических механизмов, множество близких или идентичных генов.

Сегодня очевидно, что если бы в основе развития растений и животных лежали неродственные молекулярные системы, то естественный отбор и за миллиарды лет не смог бы сделать их похожими. Морфологическое, физиологическое и функциональное сходство между цветком орхидных и насекомым представляется детерминированным результатом физико-химического изоморфизма. Во взаимосвязанности этих организмов ничего удивительного нет.

У раковин моллюсков имеются рога, но эти животные не сражаются из-за самок

У раковин некоторых видов моллюсков имеются рога такой же формы и столь же острые, что и у носорога. При этом относительный размер рогов у раковины моллюска даже больше, чем у млекопитающих. Здесь мы уже не можем сказать,

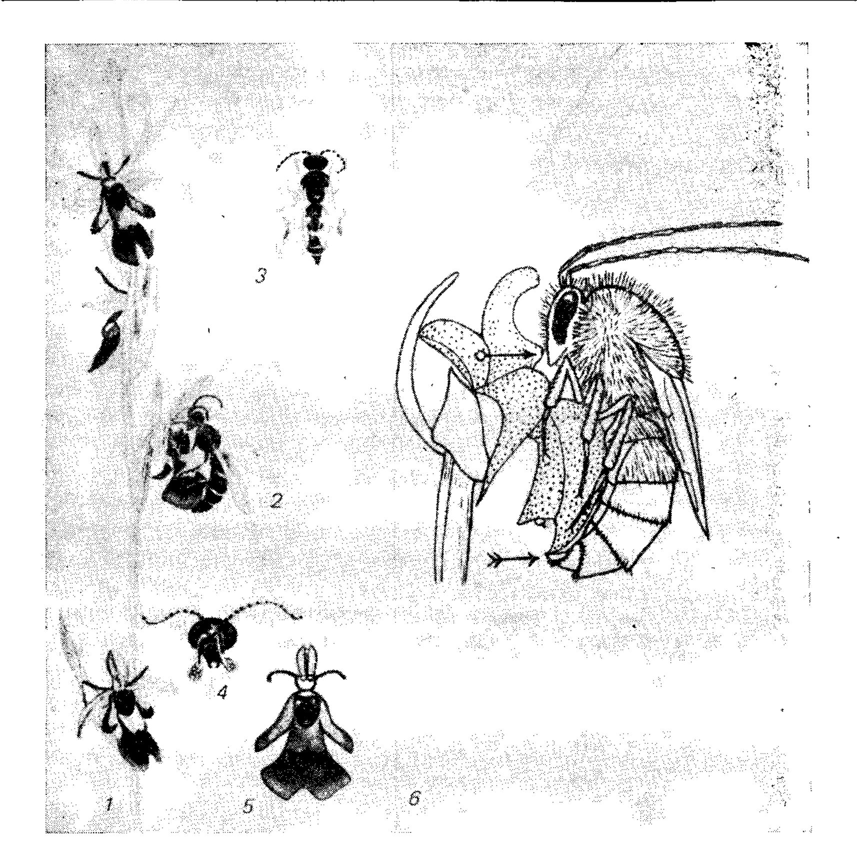


Рис. 9.26. Копуляция насекомого с цветком. *1* — цветущее растение *Ophrys insectifera*; *2* — самец насекомого *Gorytes mystaceus* выполняет копулятивные движения над цветком; *3* — самка того же вида; *4* — голова самца с пыльцевыми мешочками; *5* — цветок, изображенный отдельно так, чтобы показать его сходство с насекомым (Mossberg, Nilsson, 1977); *6* — цветок *Ophrys bombyliflora* с копулирующим самцом насекомого *Eucera* sp. (Kullenberg, 1961).

что рога являются результатом полового отбора, которым объясняют наличие рогов у оленя и носорога, используемых во время ухаживания в поединках между самцами. Моллюски не участвуют в поединках и не соперничают за самок по той простой причине, что многие их виды являются двуполыми. Однако у них рога более развиты, чем у млекопитающих, и, очевидно, развивались независимо от каких-либо форм конкуренции и полового отбора. Причины появления рогов следует искать в физико-химических механизмах формообразования, по-

рождающих изоморфизм на различных уровнях эволюции. Уже у минерала арагонита без помощи генов и половых стимулов формируются роговидные структуры, сходные с рогами моллюсков и млекопитающих (рис. 9.24). Анализ химического состава этих трех видов рога показывает, что подобие их форм не случайно, а основано на ряде сходных химических особенностей.

Минеральные роговидные структуры состоят из углекислого кальция (арагонит). Раковины моллюсков в основном состоят из кристаллов углекислого кальция, заключенных в сеть из белковых волокон. Кристаллы могут быть типа кальцита или арагонита; белковая основа представляет собой как бы дубленый материал, сходный с кожей (Russell-Hunter, 1979). Рог носорога состоит из кератина (Macdonald, 1984). Кожа представляет собой почти чистый кератин; этот фибриллярный белок является основным компонентом рогов, копыт, волос, ногтей, шерсти, чешуи, перьев и близок к фиброину шелка (Lehninger, 1975). Основой раковин моллюсков является материал, промежуточный между минералами и твердыми образованиями у млекопитающих: 1) они состоят из кристаллов; 2) кристаллы эти — кальцит и арагонит; 3) белковые компоненты раковин — это белки, сходные с основой кожи, следовательно, они близки к кератину млекопитающих.

Итак, анализ изоморфизма показывает, что основные приводящие к нему процессы не полностью чужды один другому по своей природе и что подобие форм базируется либо на идентичности молекул, либо на определенном сходстве их свойств.

Глава 10

Изофункционализм и «минеральное» происхождение биологической функции

Без эволюции минералов не могло быть эволюции клеток

Следует выделить два момента в эволюции минералов, которые, как теперь ясно, можно считать необходимым связующим звеном в передаче информации об изофункциональных процессах от минералов к биологическим структурам. Это, во-первых, роль поверхностей минералов в полимеризации молекул и, во-вторых, значение кристаллизации для воспроизведения.

Считают, что у поверхностей минералов концентрируются органические вещества. Они адсорбируются на поверхности глин, что приводит к полимеризации и образованию стереоспецифичных соединений. Так, при адсорбции аминоацетонитрила на каолине происходит синтез глициновых полипептидов (Akabori, 1965). Синтез асимметричных молекул в первичных организмах объясняли присутствием дисимметрических минеральных кристаллов, которые инициировали асимметрический катализ (Beerstecher, 1964).

Воспроизведение — это биологический процесс копирования структуры, при котором атомы и молекулы располагаются в ряд вдоль идентичных им частиц. Во внутриклеточном копировании участвуют многие органеллы и различные химические реакции, но основные характеристики процесса обнаруживаются уже у минералов. Копирование ДНК по ДНК осуществляется с помощью белков, но расположение мононуклеотидов в позициях, необходимых для синтеза новой цепи ДНК, происходит без участия белков (Kornberg, 1980). Это такой же чисто физический процесс, как и размещение одинаковых атомов вдоль плоскостей кристалла. Еще Бернал (Bernal, 1965), подчеркивая сходство воспроизведения с кристаллизацией, указывал, что «основной принцип воспроизведения заложен в самой кристаллизации».

Воспроизведение кристаллов с «наследованием» структуры

Многие минералы групп слюды и глин состоят из слоистых силикатов. Эта слоистость представляет интерес в связи с воспроизведением кристаллов. Различные плоскости кристаллов

образованы атомами кислорода, водорода, алюминия, кремния. Смектитовые (сукновальные) глины тоже образуют слои типа слюды, но отличаются от нее более высоким содержанием натрия и кальция, а также наличием молекул интерстициальной легкообмениваемой воды.

Изучение роста кристаллов смектита показало, что новые слои иногда растут в промежутках между ранее сформировавшимися (Weiss, 1981; цитирована по Cairns-Smith, 1986), и плотность тех и других одинакова. Такой «акт наследования» у минералов может повторяться свыше 20 раз, т. е. на протяжении двадцати «поколений».

Как для роста кристаллов, так и для роста молекул ДНК необходима затравка

Рост кристаллов легко наблюдать в лабораторном эксперименте через окошки в стенке камеры, где поддерживаются нужные температура и насыщающая концентрация раствора (рис. 10.1). Для этого добавляют поваренную соль (хлорнстый натрий) или водный тиосульфат натрия в воду до тех пор, пока эти соли не перестанут растворяться и не получится насыщенный раствор. Затем понижают температуру и получают перенасыщенный раствор. Добавляют в него маленький кристалл той же соли («зародыш») и наблюдают его рост. Растущий кристалл разделяется на меньшие, растущие независимо. В результате образуется много длинных кристаллов. Весь процесс протекает очень быстро с большой точностью: все получающиеся кристаллы оказываются одинаковыми.

Репликацию ДНК, т. е. синтез новой молекулы ДНК, обычно считают чисто биологическим процессом. Однако показано, что для роста ДНК, как и для кристаллизации, необходим «зародыш». Для начала репликации ДНК должна вначале образоваться затравка в виде короткой цепи РНК, которая затем отделяется. Она и дает начало процессу (Dahlberg, 1977; Kornberg, 1980).

Таким образом, ДНК в своем росте остается, можно сказать, «пленницей» механизма кристаллизации, относящегося к более элементарному уровню эволюции. Процесс роста ДНК не может обойтись без навязанной ему стадии затравки.

Еще одна особенность, характерная как для синтеза ДНК, так и для роста кристаллов

При образовании кристаллов идут одновременно и рост их, и растворение. Одни молекулы соли связываются, другие освобождаются. Положенне равновесия зависит от температуры

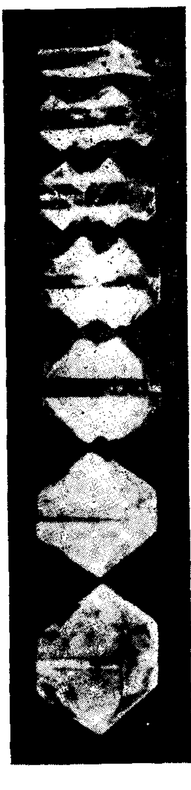


Рис. 10.1. Последовательные стадии роста кристалла однозамещенного фосфата аммония (Egli, 1949).

раствора. Таков механизм образования множества отдельных кристаллов, способ их воспроизведения (репликации).

Сходные свойства проявляются и у ДНК при ее синтезе. Водородные связи, образующиеся между основаниями, достаточно прочны, чтобы удерживать вместе обе цепи ДНК, и в то же время слишком слабы, чтобы воспрепятствовать разъединению этих цепей при репликации. И здесь прочность связывания зависит от температуры. Одним из рутинных методов разделения цепей ДНК является повышение температуры раствора; это было известно еще на заре молекулярной биологии (Marmur et al., 1963). Мы снова видим, что реакции репликации ДНК подчинены общим закономерностям, действующим уже на молекулярном уровне и лежащим в основе воспроизведения и в неорганической, и в биологической эволюции.

Реакции фотосинтеза и фиксации азота в известной степени протекают и в системах минеральных солей

Фотосинтез у зеленых растений — это тонко отрегулированный процесс, в котором участвуют специализированные клеточные органеллы — хлоропласты. Процесс этот, однако, протекает и у более примитивных живых организмов: у бактерий и сине-зеленых водорослей, не имеющих хлоропластов.

К осуществлению этих реакций способны и неорганические соли, находящиеся на предшествующей «минеральной» ступени организации материи. Некоторые соли железа под действием ультрафиолетового излучения фиксируют двуокись углерода с образованием простых органических молекул муравьиной кислоты. Эту же реакцию катализируют и другие минеральные соли в кристаллическом виде. Бактерии, обитающие в корневых клубеньках бобовых растений, способны фиксировать азот. Порошок двуокиси титана (титанита) с добавкой железа катализирует аналогичную реакцию под действием солнечного света; небольшие количества азота восстанавливаются в ам-

миак — исходное соединение в синтезе аминокислот (Cairns-Smith, 1986).

Регенеративная способность кристаллов

Еслн обточить ножом октаэдрический крнсталл квасцов, придав ему шаровидную форму, и поместить его в концентрированный раствор квасцов, то в ходе его роста восстановится форма октаэдра. Следовательно, способность к регенерацин, обычно считающаяся исключительно свойством живых организмов, присуща уже кристаллам. Еще более ярким примером может служить жидкий кристалл олеата аммония. Если его разделить на две части, они начинают расти и каждая превращается в кристалл, идентичный исходному (рис. 10.2).

Регенеративная способность беспозвоночных, растений и позвоночных

Описанная в предыдущем разделе регенерация кристаллов поразительно сходна с регенерацией червя *Planaria* — классического объекта для опытов по регенерации. Если отрезать от тела животного трн сегмента (из середины тела, из хвоста и голову), то каждый из них регенернрует, превращаясь в целого червя. Эта способность беспозвоночного не нова в эволюции природы. Здесь лишь используется механизм, действующий в кристаллах. Сходство этих явлений в мире животных и в мире кристаллов иллюстрирует рис. 10.2.

Регенеративная способность растений достигает еще более высокой степени. Так же как кристалл начинает свой рост от одной молекулы, так и целое растение может вырасти из одной клетки. Если с помощью ферментов разделить клетки одного листа растения картофеля, то из каждой из них в соответствующих условиях разовьется полноценное растение, дающее цветки и плоды (Shepard, 1982). Еще до разработки этой методики была широко распространена регенерация из одного листа таких растений, как *Begonia*. Во многом сходной способностью обладает и беспозвоночное — гидроид *Antennularia* (рис. 10.3). У позвоночных эти свойства выражены слабее, однако и у них возможна регенерация частей тела, например отрезанного хвоста у ящерицы или передней конечности у лягушки (рис. 10.4).

Слияние кристаллов и слияние яйцеклеток приводят к образованию единой структуры

Две половины яйца морского ежа или яйцеклетки человека могут развиться в идентичных близнецов. Из каждой половины формируется полноценный индивидуум — такой же, как из

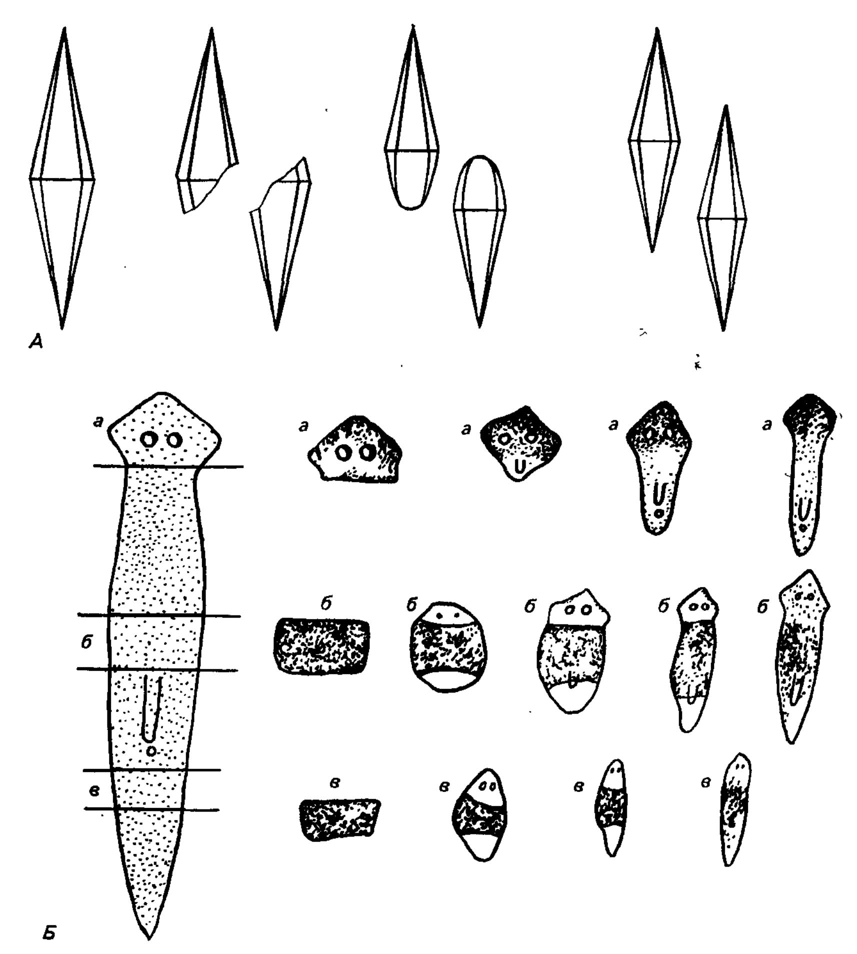


Рис. 10.2. Регенерация у кристаллов и у беспозвоночных (плоских червей). *А*. Жидкие кристаллы олеата аммония. В результате регенерации из осколков кристалла восстанавливаются исходные структуры (Bonner, 1952, по Lehman). *Б*. Регенерация фрагментов *Planaria maculata*, содержащих голову (*а*), вырезанных из середины тела (*б*) и из хвостовой части (*в*) (Aron, Grassé, 1939, по Morgan).

целого яйца. Так бывает, если половины яйца разделены полностью; если же разделение происходит только частично, то близнецы остаются связанными до конца жизни (Ebert, Sussex, 1970; Stern, 1973). Возможен и обратный процесс — слияние яйцеклеток; в этом случае тоже сохраняется их общая структура. Два яйца тритона, сливаясь, дают начало не двум, а одному индивидууму, более крупному, чем нормальное жи-

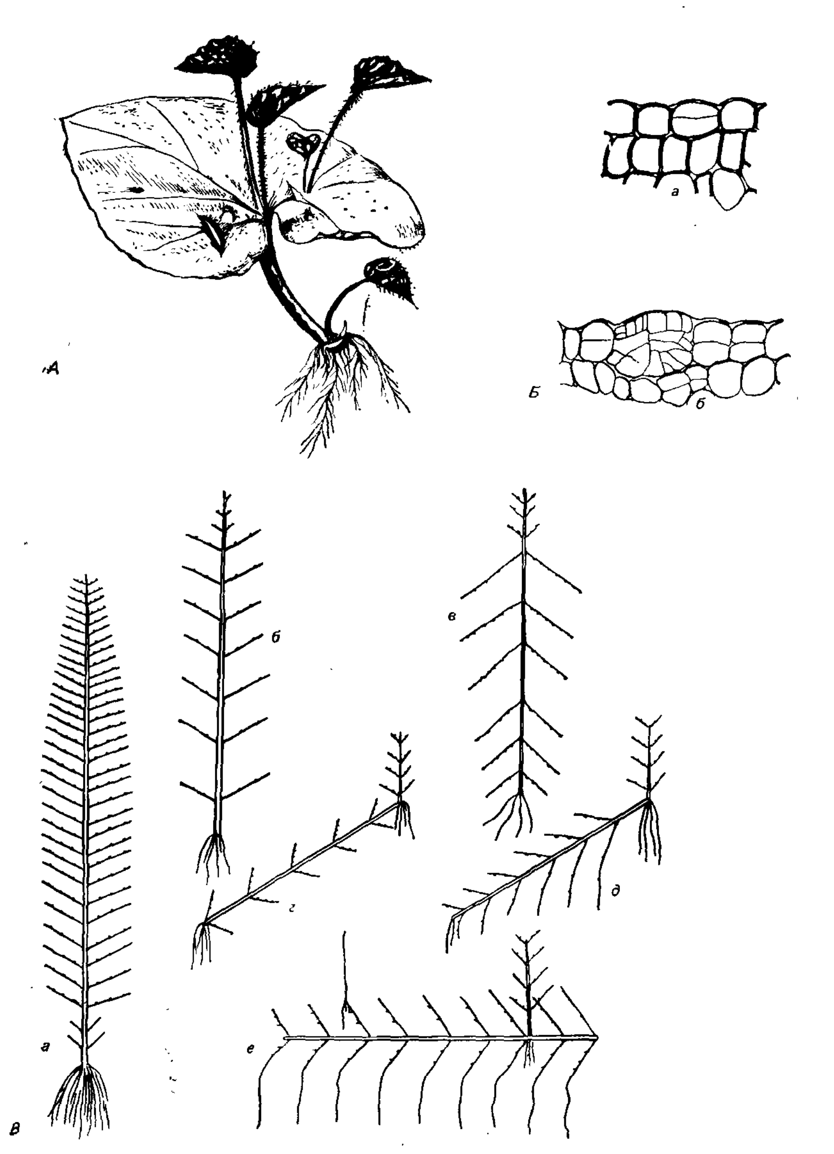


Рис. 10.3. Регенерация у растений и у беспозвоночных (Hydrozoa). *А*. Регенерация целых растений из одного отрезанного листа бегонии (Denffer et al., 1971, по Stoppel). *Б*. Поперечный разрез эпидермы листа бегонии. Образование придаточной почки из эпидермальной клетки: *а* — эпидермальная клетка после первого периклинального деления; *б* — эпидермальная клетка дает начало многоклеточной меристеме, из которой образуется придаточная почка (Denffer et al., 1971, по Hansen). *В*. Колониальный гидроид *Antennularia antennina*: *а* — нормальный стебель; *б* — регенерация фрагмента, находящегося в нормальном вертикальном положении; *в*—*е* — регенерация фрагментов, находящихся в различных положениях (Bonner, 1952, из Morgan, 1901, по Loeb).

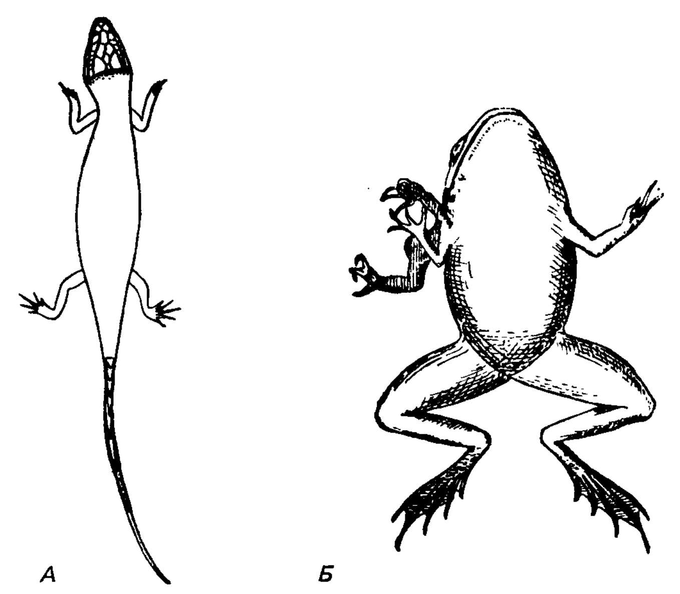


Рис. 10.4. Регенерация у позвоночных. *А*. Регенерация отрезанного хвоста у ящерицы; изображены последовательные ее стадии. *Б*. *Rana esculenta* с тремя правыми передними конечностями; из них две образовались в результате регенерации (Aron, Grassé, 1939, по Korschelt).

вотное. Это — не новое явление, возникшее только у живых существ; оно наблюдается уже у кристаллов. При слиянии двух кристаллов образуется один более крупный, с той же структурой. Образование единого тела с тем же строением, но бóльших размеров, свойственно всему живому, включая человека. Сросшиеся близнецы с одной головой, образовавшейся из двух слившихся и более крупной, чем каждая из них, сохраняют обычные черты (имеют один нос, один рот и два глаза) (рис. 10.5).

Внешние формы, характерные для некоторых клеток, встречаются и среди минералов

На заре развития цитологии склонны были считать клетки плоскими структурами, поскольку под световым микроскопом их наблюдали в срезах, расплющенными или раздавленными. Только с созданием сканирующего электронного микроскопа появилась возможность изучать их как трехмерные объекты. Форма клеток весьма многообразна — от сферических до сильно разветвленных. Первые типичны для многих тканей, и прежде всего для клеток крови. Такую же форму имеют образо-

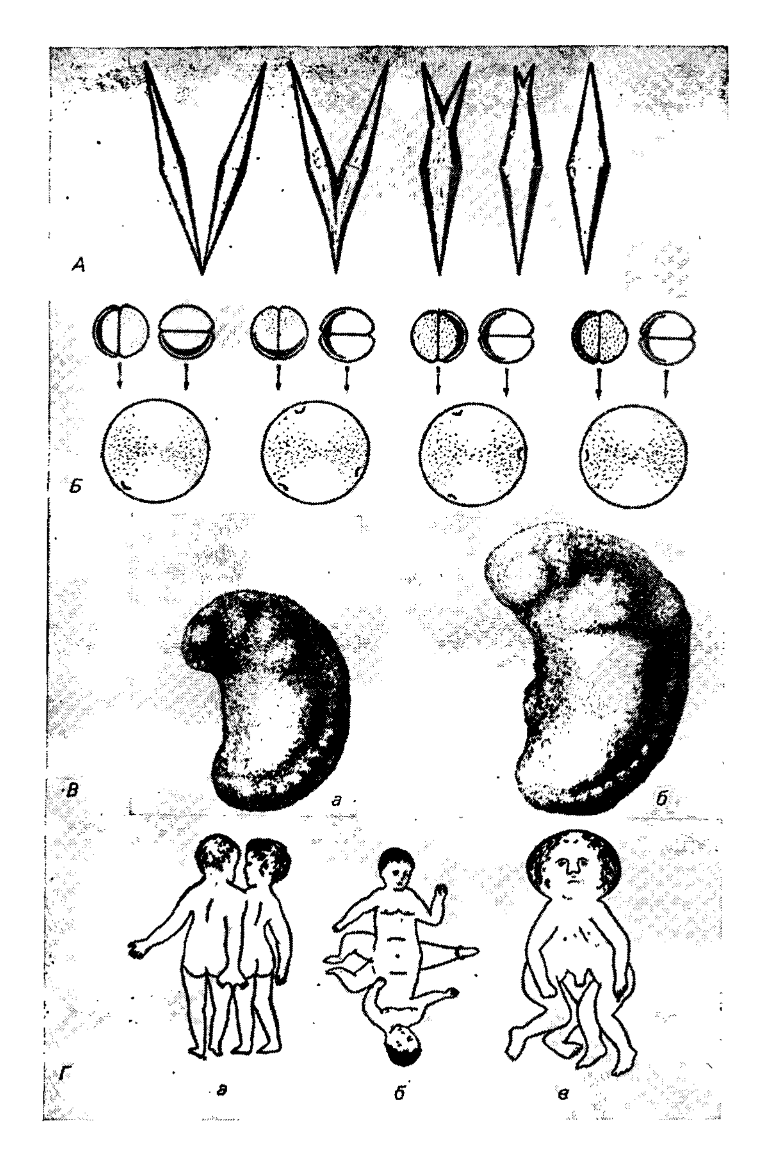


Рис. 10.5. Слияние кристаллов и слияние эмбрионов. *А*. Молекулярный процесс: слияние жидких кристаллов олеата аммония с образованием одиого большого крнсталла (Bonner, 1952, по Lehman). *Б*. Позвоночное: четыре способа слияния двух яиц тритона (на стадии двух клеток); показаио положение бластопоров в гаструлах, образовавшихся из слившихся яиц (Weiss, 1939). *В*. Позвоночное: *а* — иормальный эмбрион *Triton taeniatus*; *б* — крупный эмбрион, полученный путем слияиия двух яиц (Weiss, 1939). *Г*. Позвоночное: три случая сросшихся близнецов человека. В случае *в* видна большая голова на сросшихся телах (Morgan, 1934, по Wilder).

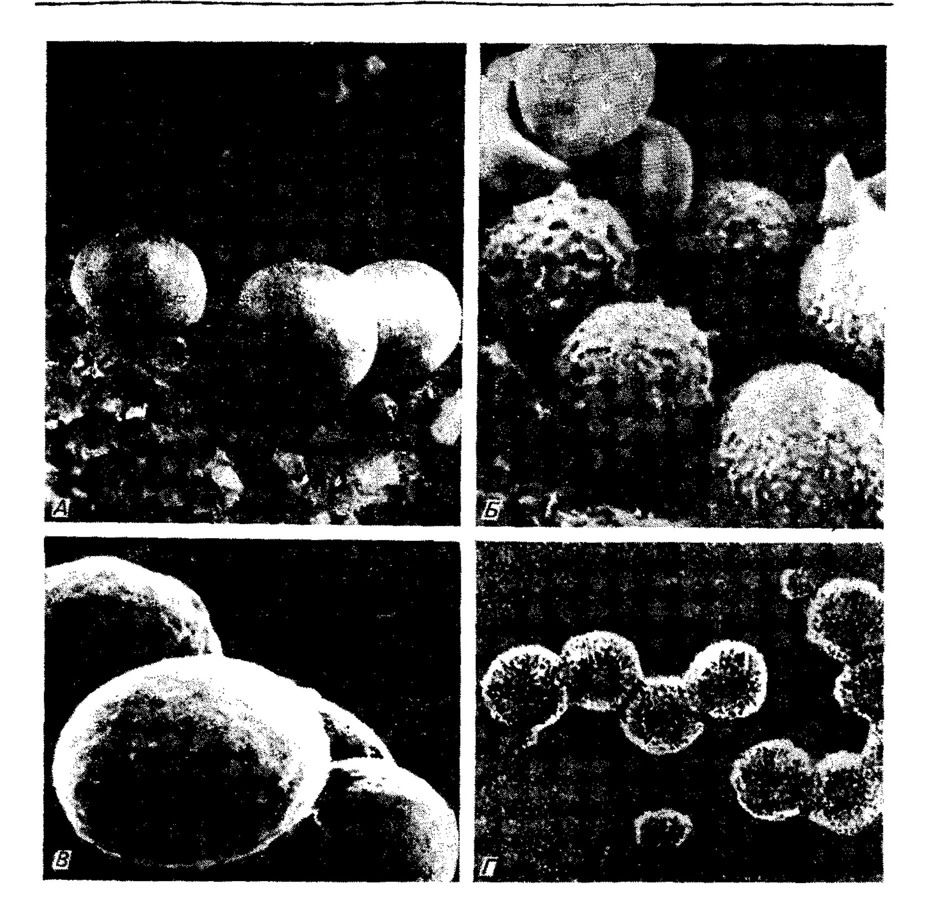


Рис. 10.6. Яйцевидная форма. *А*. Минерал: природный псевдомалахит $Cu_5[(OH)_2PO_4]_2$ (Medenbach, Sussieck-Forneteld, 1983). *Б*. Позвоночное: клетки крови (вогнутые — эритроциты, округлые — лейкоциты) в кровеносном сосуде (фотографии, полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа) (Kessel, Kardon, 1979). *В*. Позвоночное: клетки Сертоли и половые клетки в семеннике крысы (фотографии, полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа) (Bardin, Sherins, 1982). *Г*. Вирус SV40 (электронно-микроскопический снимок) (Stryer, 1981). Иллюстрация составлена автором.

вания минерала псевдомалахита (водный фосфат меди) (рис. 10.6). Многие бактериальные клетки, ранее считавшиеся плоскими, оказались близкими к сферическим — точно такими же, как кристаллы минерала фишерита (водный фосфат алюминия) (рис. 3.7). Клетка Пуркинье из кортикального слоя мозжечка позвоночных ветвится так же сильно, как мицелий гри-

ба *Mucor* и как кристаллы минерала пиролюзита (окиси марганца черного цвета), встречающиеся в осадочных породах. Поразительное сходство этих кристаллов с биологическими структурами вначале наводило на мысль, что они представляют собой ископаемые растения (рис. 10.7).

Конфигурации клеток обусловлены их функциями. Ветвистое строение нервной клетки связано с необходимостью передавать нервные импульсы, а сферическая форма способствует равномерному обмену метаболитов через клеточную оболочку.

Фигуры митоза можно имитировать с помощью химических реакций

При каждом клеточном делении оболочка ядра распадается, хромосомы освобождаются, выходят в цитоплазму и вдоль нитей образующегося веретена перемещаются к его полюсам. На них в животных клетках появляются звезды; у растений они наблюдаются редко. Все эти фигуры стадий деления более чем столетие были загадкой для биологов, а химические реакции, отвечающие за перемещение хромосом, не выяснены до сих пор.

Ледюку (Leduc, 1911) удалось имитировать эти фигуры митоза: он вводил в соленую воду каплю туши, а по обе стороны от нее — по одной капле слабоокрашенного гипертонического раствора соли. В результате диффузии возникла картина, сильно напоминающая фигуры митоза, например, у клеток растения *Poa* и червя *Ascaris* (рис. 10.8). Ледюк прекрасно понимал, что митотическое веретено — это не капля туши; теперь мы доподлинно знаем, что оно состоит из волокон тубулина и молекул актина и миозина (De Duve, 1984). Сходство говорит лишь о том, что явление несложно и может иметь физико-химическую природу. Форма веретена может зависеть не только от химических свойств тубулина и актина, но также и от невидимых диффузионных процессов в цитоплазме, регуляторами которых могут быть другие вещества.

Стадии дробления яйца можно воспроизвести с помощью мыльных пузырей

Понадобилась длительная первоклассная работа в области цитологии и эмбриологии, прежде чем было признано значение генов и установлена их локализация в хромосомах. До тех пор биологи склонны были объяснять клеточные процессы в основном простыми физическими причинами.

К числу основных биологических процессов относится образование эмбриона путем дробления яйца. После оплодотво-

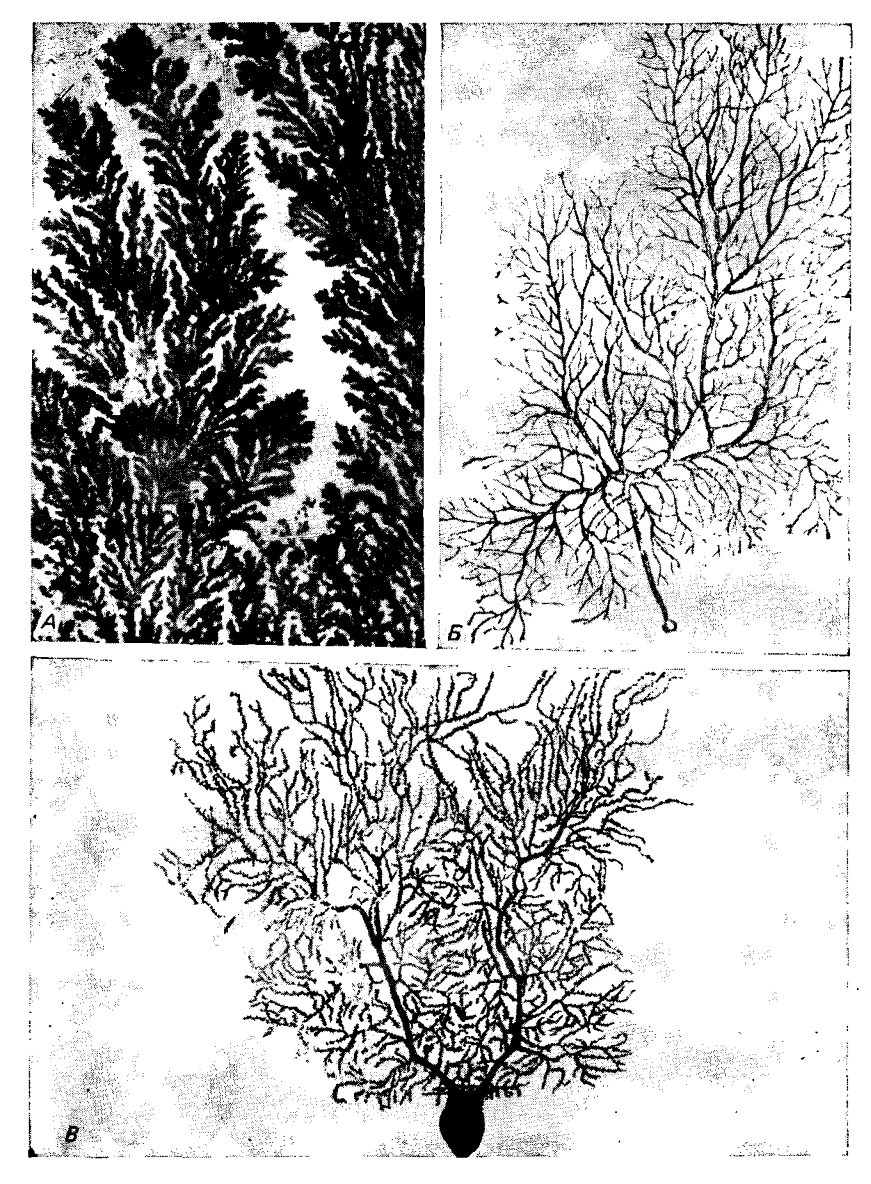


Рис. 10.7. Ветвистые структуры. *А*. Минерал: пиролюзит — черная окись марганца,— образующий ветвистые кристаллические дендриты в осадочных породах (Desautels, 1968). *Б*. Гриб: разветвленный мицелий (таллом), развивающийся из споры *Mucor mucedo* (Strasburger, 1924). *В*. Позвоночное: клетка Пуркинье из коры мозжечка (Costa, Chaves, 1937). Иллюстрация составлена автором.

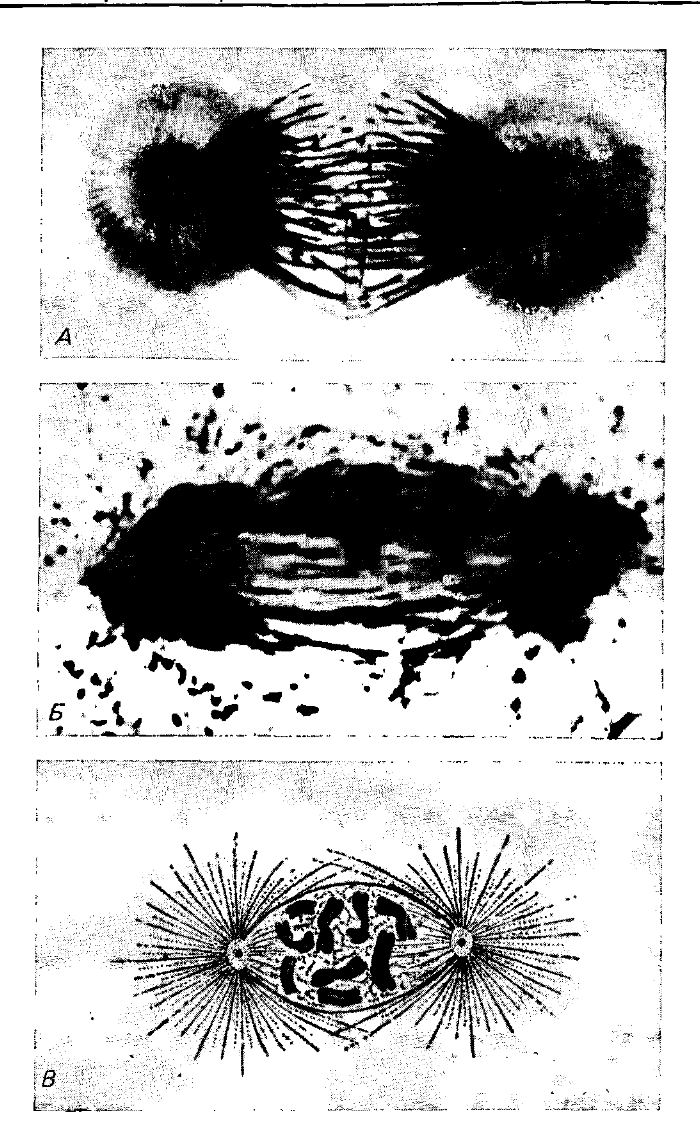


Рис. 10.8. Деление. *А*. Молекулярный процесс: диффузия капли туши в соленой воде в присутствии помещенных по обе стороны от нее двух капель слабоокрашенного гипертонического раствора соли (Leduc, 1911). *Б*. Растение: анафаза I мейоза у *Poa alpina*; видны структура веретена и звезды (фотография получена с помощью светового микроскопа) (Lima-de-Faria, 1958). *В*. Беспозвоночное: поздняя профаза митоза у *Ascaris*; видны веретено и звезды (рисунок выполнен с помощью рисовального аппарата) (Wilson, 1925). Иллюстрация составлена автором.

рения оно делится на две части, затем на четыре и т. д., в результате чего последовательно строится многоклеточный организм. Три черты этого процесса заложены в простых физико-химических явлениях, имевших место до возникновения жизни: формы, относительные размеры, взаиморасположение клеток при дроблении совершенно подобны тем, что наблюдаются при последовательном присоединении новых мыльных пузырей к ранее выдутым. На это сходство указывал еще Уилсон (Wilson, 1925). Эмбриологу Роберту, изучавшему начальные стадии дробления яйца брюхоногого моллюска *Trochus*, удалось воспроизвести внешний вид группы делящихся клеток, выдувая скопление мыльных пузырей. Совершенно такой же вид имеют и дробящиеся яйцеклетки водоросли *Eudorina* (рис. 10.9).

Какое отношение имеют мыльные пузыри к развивающейся яйцеклетке? Сходство кажется случайным, но на самом деле это далеко не так. Изоморфизм здесь имеет четкую химическую основу. Обсуждая химические функции клеточной мембраны. Де Дюв (De Duve, 1984) указывает: «Ряд важных свойств биологических мембран, а также мыльных пузырей объясняется структурой их липидных бимолекулярных слоев». Мыльный пузырь состоит из липидного бимолекулярного слоя. Мыла — это соли жирных кислот, молекулы которых называют амфифильными, потому что они состоят из гидрофобного «хвоста» и гидрофильной головки. Молекулы липидов биомембран (фосфолипидов) сложнее, но и они являются амфифильными. Биомембраны и мыльные пленки благодаря сходным химическим свойствам отличаются большой пластичностью. Они стремятся уравновесить поверхностное натяжение, принимая форму с минимальными объемом и поверхностью — сферическую, и выдерживают деформации, не разрываясь; они стремятся образовывать замкнутые структуры. Разрезанный надвое мыльный пузырь, как и клетка, образует два меньших, но целых пузыря (рис. 10.10).

В данном случае нельзя отрицать, что в основе изоморфизма и изофункционализма лежит сходство химического строения. Мыльные пузыри, не имея генов, образуют такие же фигуры, как и дробящиеся яйцеклетки.

Фундаментальный процесс сегментации протекает и в царстве минералов

Как у беспозвоночных, так и у позвочных сегментация тела является филогенетически ранним процессом, существенно повлиявшим на все функции тела. Прежде чем возникнуть у животных, сегментация появилась у растений, еще ранее —

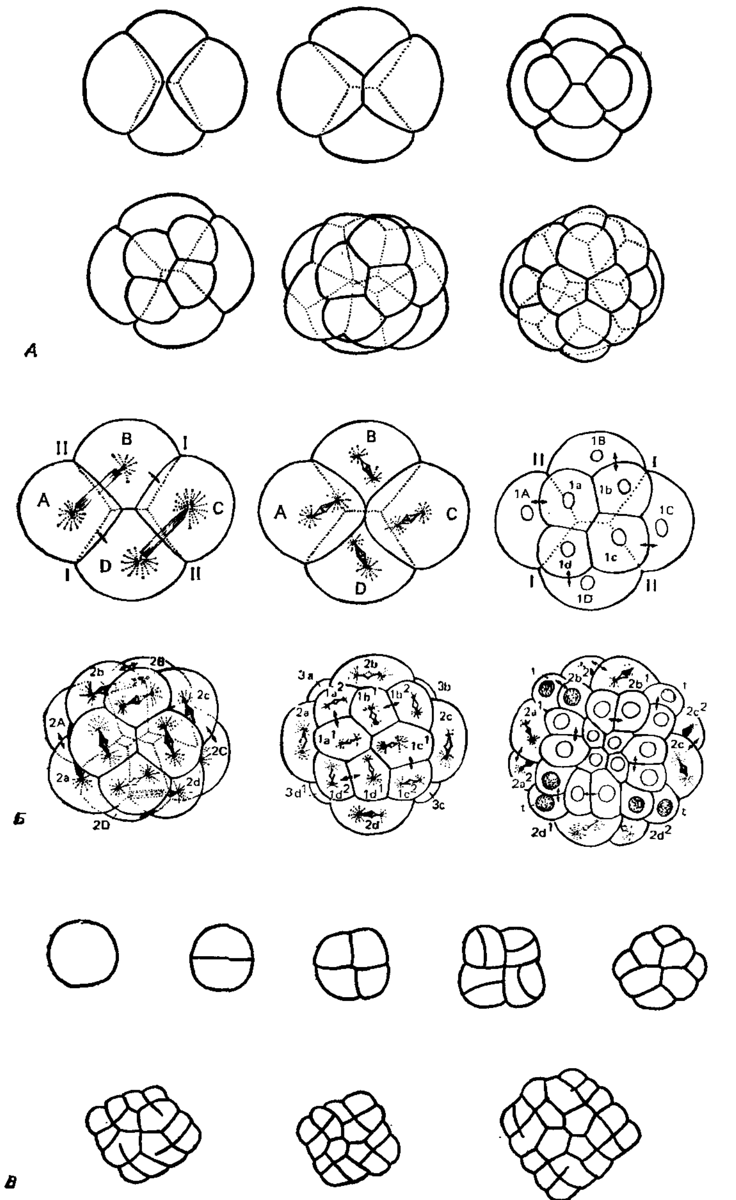


Рис. 10.9. Дробление. *А*. Молекулярный процесс: различные стадии образования мыльных пузырей (Wilson, 1925, по Robert). *Б*. Беспозвоночное: ранние стадии дробления яйца брюхоногого моллюска *Trochus* (Wilson, 1925, по Robert). *В*. Растение: ранние стадии дробления клетки водоросли *Eudorina* (Guilliermond, Mangenot, 1941). Иллюстрация составлена автором.

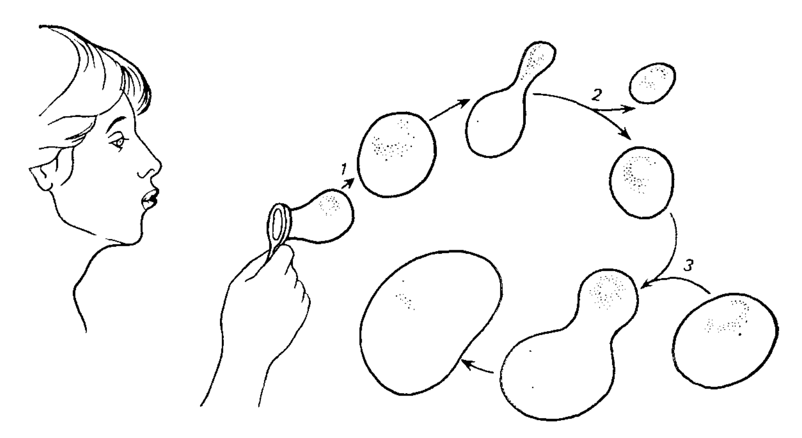


Рис. 10.10. Мыльные пузыри: *1* — отделение и замыкание, *2* — деление, *3* — слияние (De Duve, 1984).

у бактерий, способных образовывать колонии в виде длинных стопок. Но и бактерии не изобрели ничего нового; сегментация и способность формировать стопки существовали на более ранней ступени естественной истории — у минералов. Сложный силикат хлорит образует кристаллы, сложенные в искривленные стопки; водный силикат алюминия и магния рипидолит дает кристаллы, настолько похожие на тело животного, что минералоги называют их «червеобразными». Сходство тела матки термитов, многоножки и плейозавра с этими минералами невозможно отрицать (рис. 10.11 и 10.12).

Наряду с сегментированными существуют и другие формы строения тела. На срезах простейших животных, луковиц растений, моллюсков, даже тела позвоночного видны ряды перекрывающихся пластин, отходящих от общего центра. Зоологи отмечали сходство раковин фораминифер (рис. 10.13) с репчатым луком. Сходство это глубже, чем кажется. Это — пример изофункционализма, так как оба организма проходят одинаковый путь развития. Тело фораминиферы состоит из одной ячейки; по мере роста этого простейшего протоплазма переполняет ячейку, образуя все новые компартменты, каждый из которых больше предшествующего; в результате образуется многокамерная структура. То же самое происходит при образовании луковицы, когда из ее центра вырастают все большего размера чешуйки-листы. У животных — позвоночных и беспозвоночных — чешуйчатое строение, характерное для луковицы, воспроизводится органами, расположенными таким же образом около общего центра.

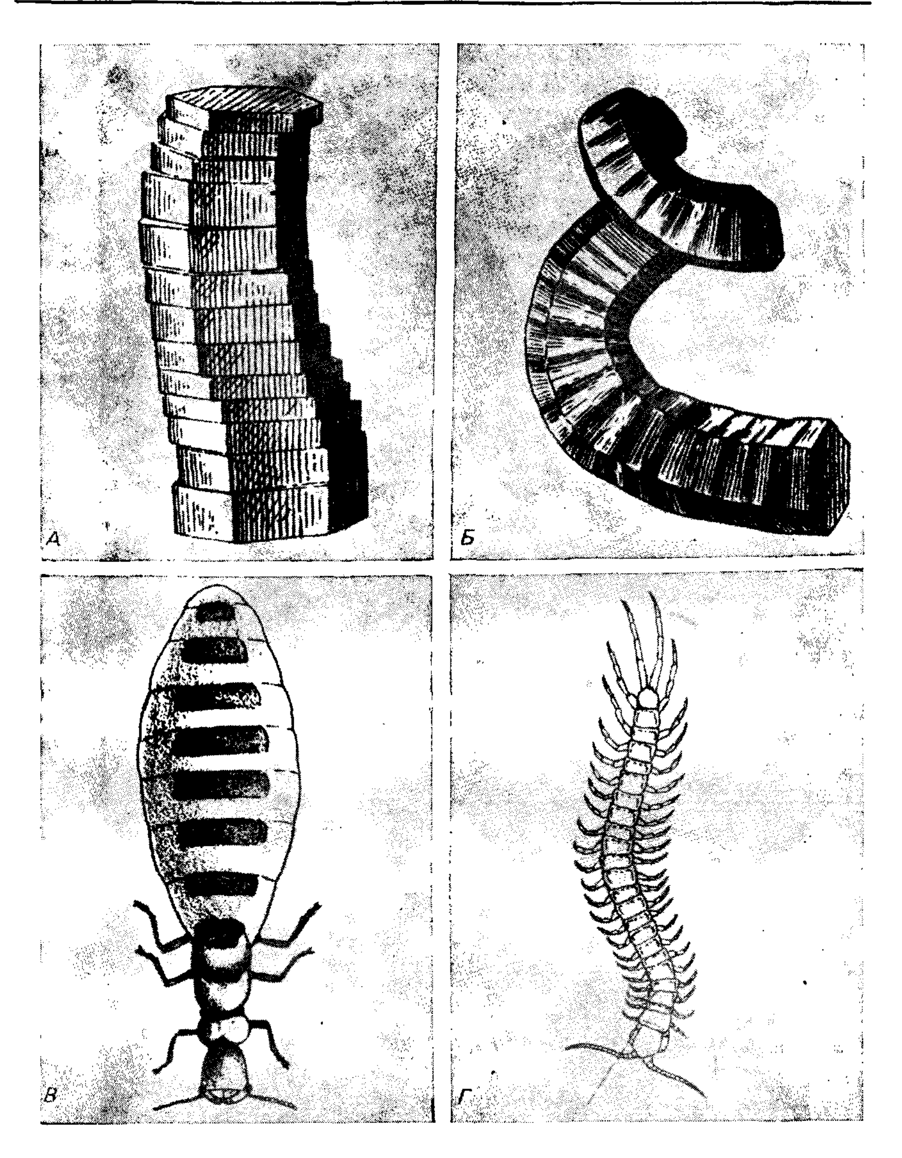


Рис. 10.11. Сегментация. *А*. Минерал: изогнутая стопка кристаллов хлорита (Desautels, 1968). *Б*. Минерал: червеобразные кристаллы рипидолита (водного силиката алюминия и магния) (Cabrera, 1937). *В*. Беспозвоночное: матка североамериканского термита *Termes flavipes* (Barnes, 1980). *Г*. Беспозвоночное: сколопендроподобная многоножка *Octocryptops sexspinnosa* (Barnes, 1980). Иллюстрация составлена автором.

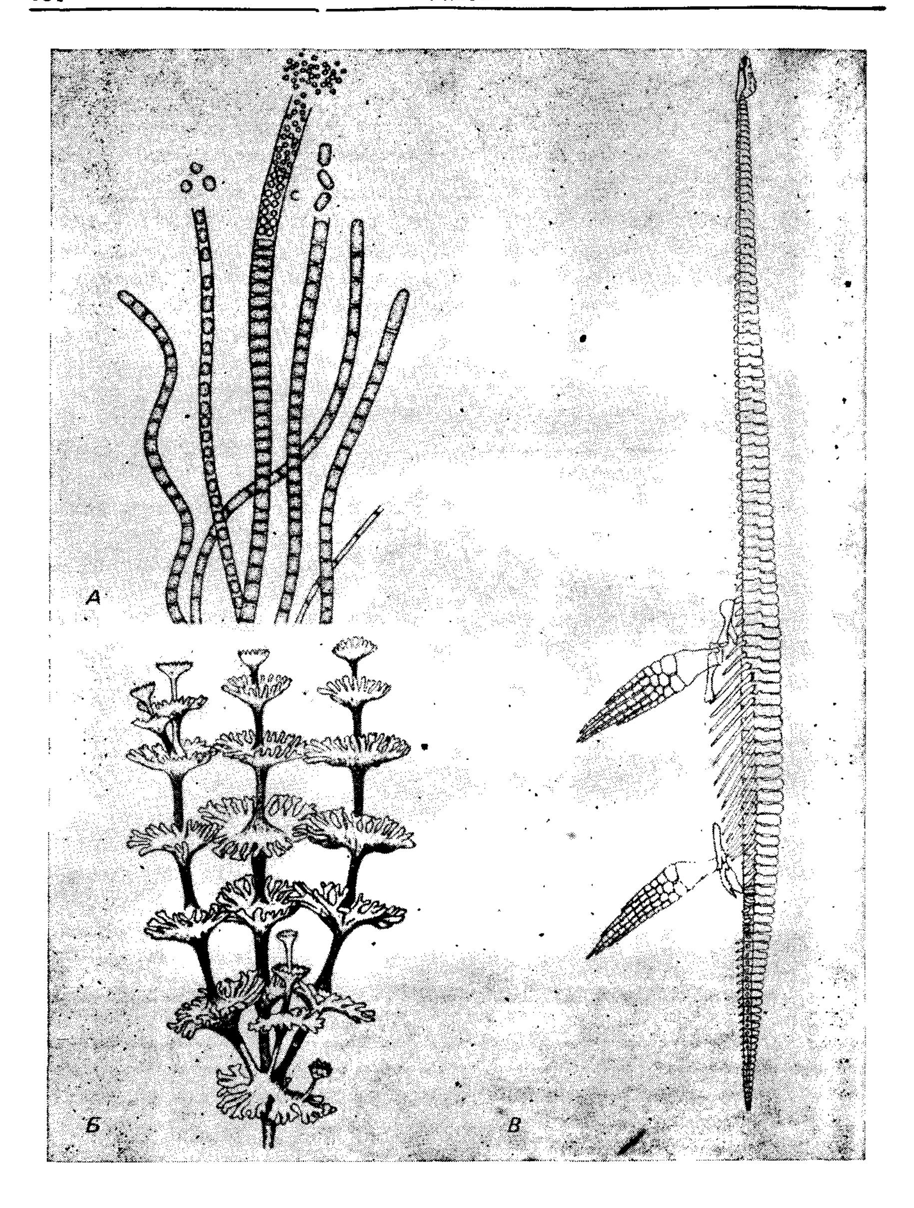


Рис. 10.12. Сегментация. *А*. Бактерии: нити *Crenothrix polyspora* на различных стадиях развития (Wettstein, 1944). *Б*. Растение: лишайник *Cladonia verticillaris* (Wettstein, 1944). *В*. Позвоночное: реконструированный скелет плейозавра *Hydrotherosaurus* (длина 13 м, юрский период) (Gregory, 1974). Иллюстрация составлена автором.

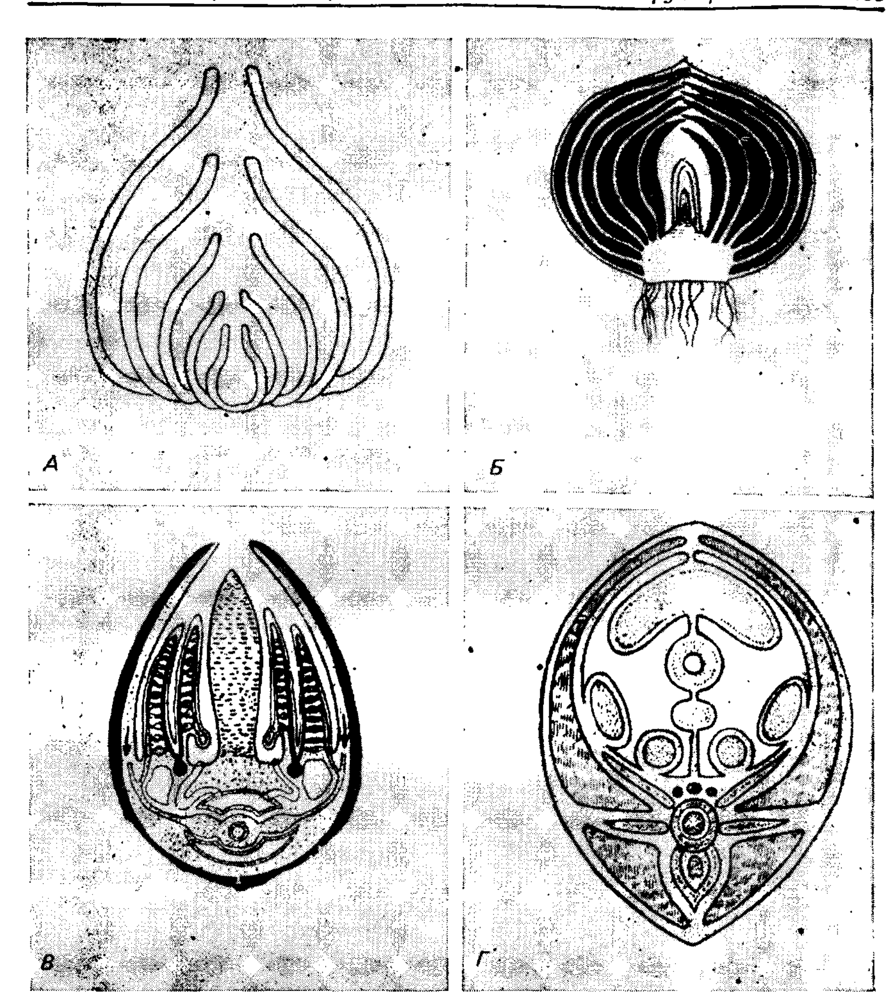


Рис. 10.13. Тела в разрезе. *А*. Простейшее: разрез раковины эллипсоидинидной фораминиферы (Barnes, 1980). *Б*. Растение: разрез лаковицы *Allium cepa* (Guilliermond, Mangenot, 1941). *В*. Беспозвоночное: поперечный разрез пластинчатожаберного моллюска (Pierantoni, 1944). *Г*. Позвоночное: поперечный разрез тела позвоночного (Romer, Parsons, 1978). Иллюстрация составлена автором.

Значение диффузии и осмотических эффектов для морфогенеза

Ледюк (Leduc, 1911), используя смеси простых химических веществ, смог воспроизвести формы клеток и органов. Небольшое количество порошка из одной части сахара и двух частей сернокислой меди заливали водным раствором желатины, фер-

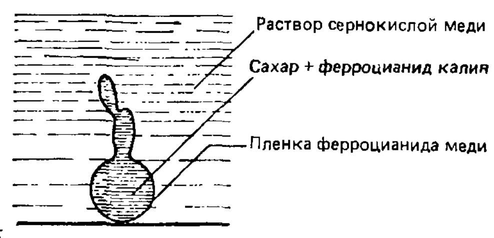


Рис. 10.14. *А*. Осмотическое набухание осадка ферроцианида меди (Leduc, 1911). *Б*. Осмотическое набухание капли раствора сахара и ферроцианида калия в растворе сернокислой меди. Образуется полупроницаемая пленка ферроцианида меди (*Guilliermond, Mangenot*, 1941).

роцианида калия и хлористого натрия и выдерживали при 32—40 °С. Через несколько минут наблюдалось быстрое набухание осадка; под действием осмотического давления тонкая полупроницаемая пленка поднималась до 30 см в высоту и принимала формы, характерные для эмбриональных стадий развития растений и животных (рис. 10.14). Ледюк пришел к выводу,

что для образования таких форм достаточно диффузии и что «требуется физическая сила только одного рода — сила осмотического давления». В свое время на эти опыты обратили мало внимания, потому что интерес биологов был сосредоточен на развивавшейся теории генов, на их роли и на генетических экспериментах. Сегодня возможна более зрелая оценка опытов Ледюка; их следует рассматривать в плане изучения физико-химических процессов, лежащих в основе зарождения, роста и пролиферации клеток.

При синтезе РНК образуется структура, напоминающая елку

На молекулярных биологов произвела сильное впечатление впервые увиденная под электронным микроскопом картина синтеза РНК. Представшая их взгляду структура из-за ряда особенностей была названа «рождественской елкой». 1. Вдоль оси ДНК в ходе транскрипции образуются все новые молекулы РНК. 2. Их синтез идет в обоих направлениях. 3. Вдоль оси ДНК появляется ряд нитей увеличивающейся длины (Franke et al., 1976). Большинству ученых это сходство с елью кажется случайным, но теперь мы видим, что это не так. Кристаллы льда на оконном стекле, птичье перо и дерево пихты *Picea abies* — все они по своему строению сходны со структурами, образующимися при синтезе РНК (рис. 10.15). Во всех четырех случаях происходят активные процессы образования или отложения молекул, распространяющиеся вдоль определенной оси. Кристаллы льда образуются путем последовательного присоединения молекул воды. Перо растет в результате отложения белка кератина. Образование веток дерева регулируется молекулами гормона, направление транспорта которых строго полярно (Denffer et al., 1971). Так как процессы роста или отложения протекают во времени, во всех случаях длина боковых ветвей различается и характеризуется определенным градиентом: чем меньше время их роста, тем они короче. Сходство строения дерева и картины, наблюдаемой при синтезе РНК, основано на однотипности молекулярных процессов.

Форма опорных структур растений и животных, а также рисунок сети кровеносных сосудов и проводящих пучков зародились в неорганическом мире

Внешний вид некоторых транспортных систем, проводящих жидкости, у растений и животных не очень отличается от рисунка трещин в минералах. Сеть жилок листа *Arum* или вен и артериол лапки лягушки похожа на образовавшуюся в резуль-

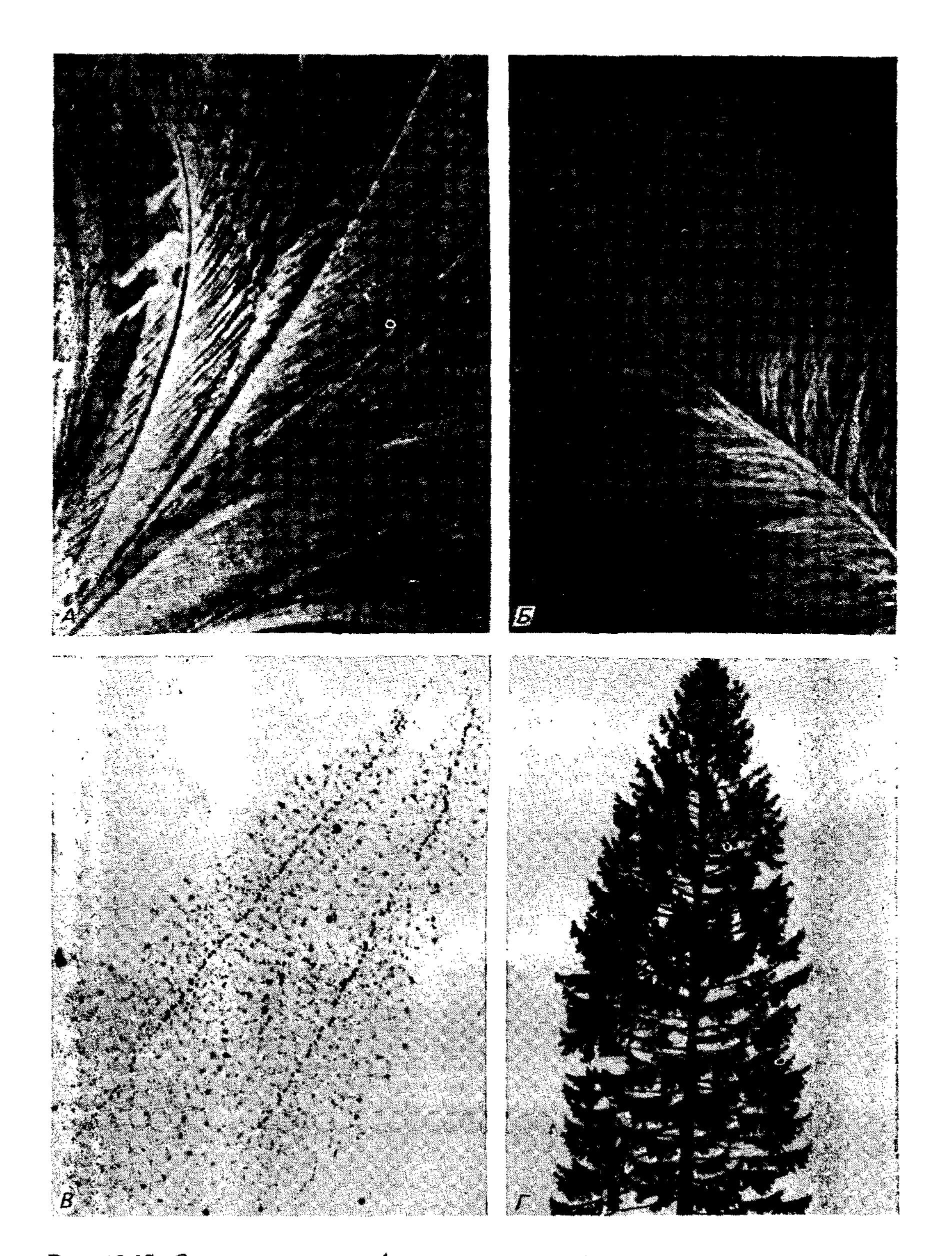


Рис. 10.15. Синтез молекул и форма различных структур органического мира. *А*. Молекулярный процесс: кристаллы льда на оконном стекле (Feininger, 1956). *Б*. Позвоночное: перо молодой птицы (Feininger, 1956). *В*. Молекулярный процесс: транскрипция, электронно-микроскопический снимок; синтезируемые молекулы РНК располагаются вдоль цепи ДНК в ряд, с градацией длины — от коротких до длинных (Miller, Hamkalo, 1972). *Г*. Растение: пихта (хвойное) *Picea abies* (Nitzelius, Vedol, 1966). Иллюстрация составлена автором.

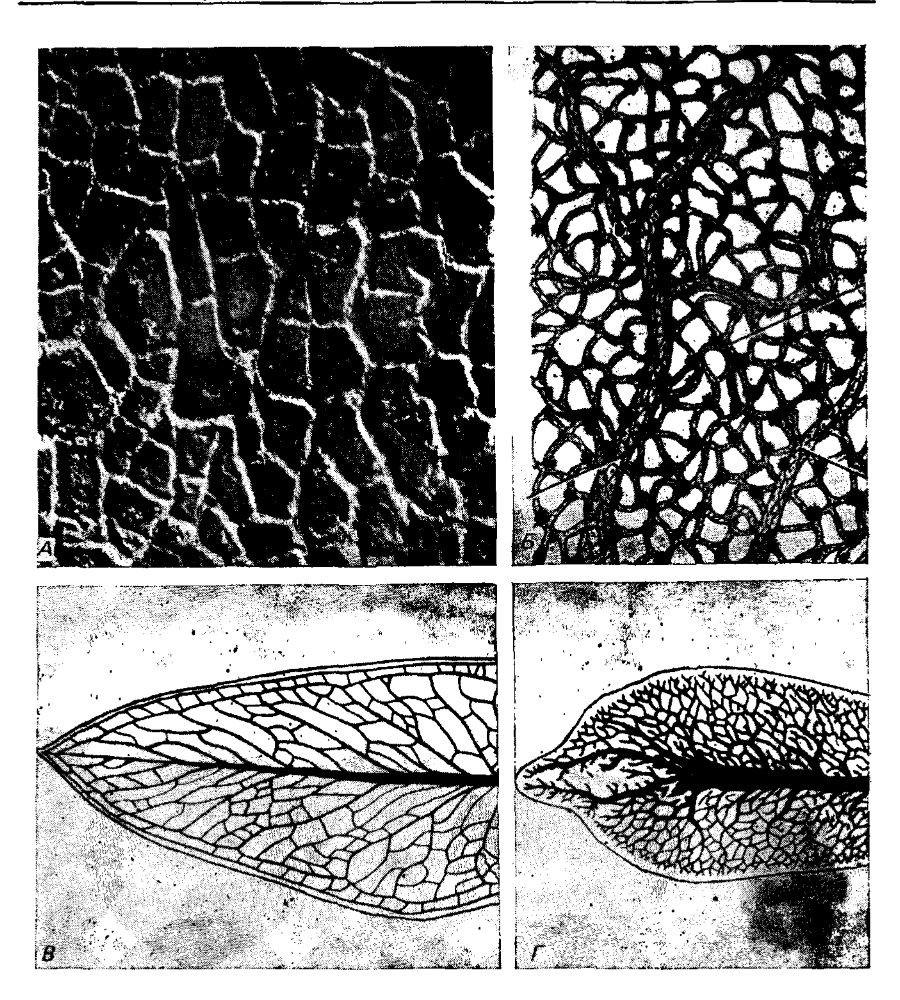


Рис. 10.16. Проводящие жидкость структуры. *А*. Минерал: трещины в песчанике, образовавшиеся в результате засухи и заполнившиеся глиной (Lundegårdh, 1960). *Б*. Позвоночное: артериолы и вены с сетью капилляров в конечности лягушки (Romer, Parsons, 1978). *В*. Растение: ветвление жилок в листе *Arum hydrophilum* (Goebel, 1933). *Г*. Беспозвоночное: сеть экскреторных сосудов у *Distomum hepaticum* (Perrier, 1936). Иллюстрация составлена автором.

тате обезвоживания сетку из трещин в песчанике, которые заполнились глиной (рис. 10.16). Песчаник — это сцементированный песок, часто содержащий органические вещества. Трещины в нем образуются в условиях взаимодействия мелких минеральных частиц и органических молекул, находящихся между ними. Таким образом, в случае листа или лапки лягушки

минеральный компонент может играть столь же важную роль в образовании функциональной структуры, как и органический компонент. Это утверждение можно подкрепить еще одним примером. Дендритная форма минерала церуссита (природного карбоната свинца) образует сетку, мало отличающуюся от системы проводящих пучков в стебле растений *Aspidium* или от внутреннего скелета панциря мечехвоста (рис. 10.17).

Циркуляция древесного сока и кровообращение млекопитающих — это фундаментальные функциональные процессы. Изофункционализм в случае потоков жидкости распространяется так далеко, что включает и очертания рек, протекающих по земной поверхности. Не искусственно ли такое сопоставление? На рис. 10.18 показаны вид с воздуха реки Колорадо, система внеэмбрионального кровоснабжения плода кролика и дуб *Quercus robur*. Поразительное сходство этих картин обусловлено тем, что во всех трех случаях мы имеем дело с быстрым потоком жидкости — воды, содержащей соли (соответственно речной воды, крови и сока). Кроме того, этот поток всюду встречает сопротивление более прочной твердой среды (минералов, бластодермы, меристемы).

Что означает изофункционализм минерального, растительного и животного царств?

Мы рассмотрели следующие случаи гомологии.

Псевдомалахит — клетки крови.

Фишерит — бактериальные клетки.

Пиролюзит — клетки Пуркинье.

Диффузия туши в воде — образование фигур митоза — веретена и звезд.

Образование мыльных пузырей — деление яйцеклетки.

Строение кристаллов хлорита и рипидолита — сегментация тела.

Песчаники — проводящие структуры растений и животных.

Церуссит — скелеты у растений и животных.

Водный поток — циркуляция крови и сока.

На первый взгляд в этом списке фигурируют отдельные минералы и физико-химические явления, выбранные без какой-либо связи с биологическими процессами. Однако при ближайшем рассмотрении выявляется иная картина. Псевдомалахит и фишерит, кристаллы которых имеют сферическую форму, являются водными фосфатами (соответственно меди и алюминия). Возможно, существует корреляция между яйцевидной формой и наличием фосфата. Часто полагают, что сферическая форма клеток задается их оболочками, но имеются шаровидные клеточные органеллы, лишенные мембраны. Дав-

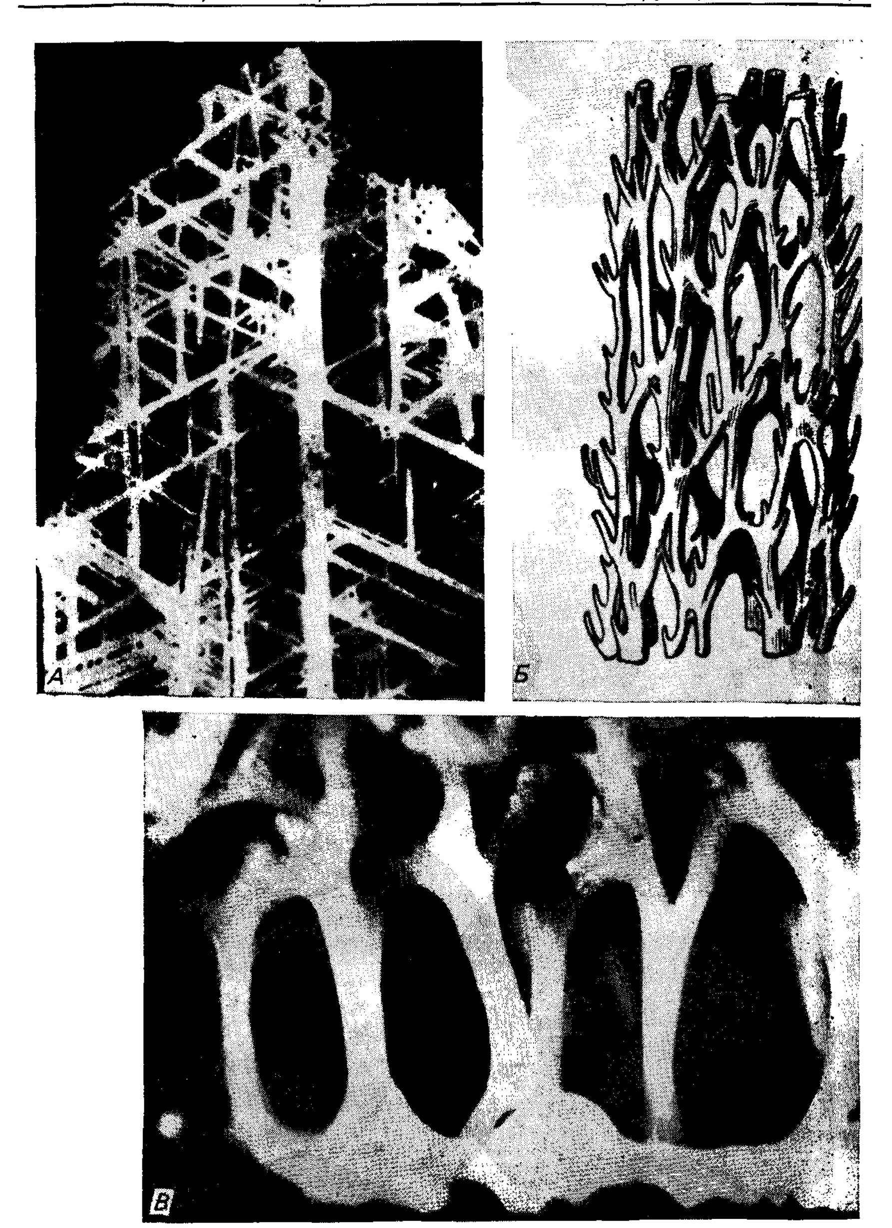


Рис. 10.17. Опорные структуры. *А*. Минерал: сетчатая структура церуссита $PbCO_3$ (Desautels, 1968). *Б*. Растение: сеть проводящих сосудов в стебле *Aspidium filixmas* (Strasburger, 1943). *В*. Беспозвоночное: скелет панциря мечехвоста (Feininger, 1956). Иллюстрация составлена автором.



Рис. 10.18. Поток жидкости. *А*. Физический объект: река Колорадо с ее притоками (аэрофотосъемка) (Feininger, 1956). *Б*. Позвоночное: система внезародышевого кровообращения у кролика (Brachet, 1935). *В*. Растение: дуб *Quercus robus* (сем. Fagaceae) зимой (Heywood, 1978). Иллюстрация составлена автором.

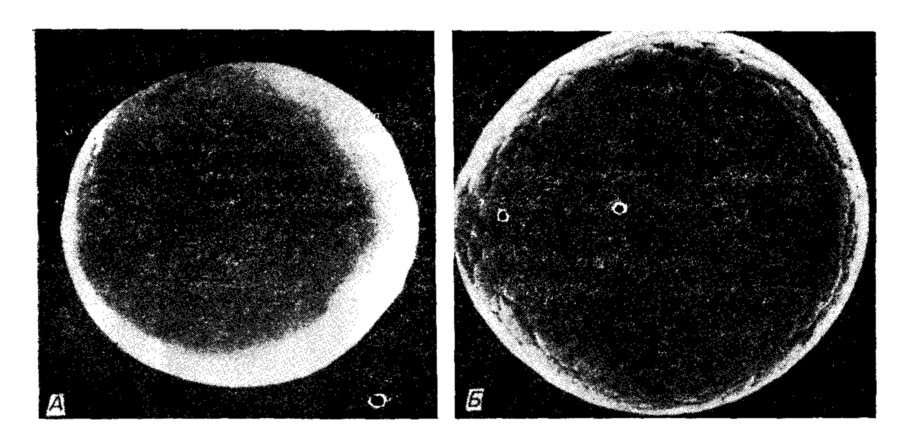


Рис. 10.19. Ядрышко имеет сферическую форму, хотя у него отсутствует мембрана. Представлены две стадии развития (*А* и *Б*) ядрышка, содержащего рибосомную РНК и амплифицированную рибосомную ДНК (установлено методом гибридизации in situ). Снимки получены с помощью сканирующего электронного микроскопа; насекомое *Acheta domesticus* (Lima-de-Faria, 1974b).

но известно, что ядрышко, содержащее молекулы рибосомных 28S- и 18S-ДНК, близко по форме к шару и, согласно многочисленным электронно-микроскопическим данным, не имеет мембраны (Miller, Beatty, 1969). Его структура определяется комплексом белков и нуклеиновых кислот (рис. 10.19). Последние содержатся в ядрышке в гидратированном состоянии и имеют полифосфатную основу. В данном случае гомология может быть обусловлена именно этим химическим сходством. По-видимому, полифосфатный остов порождает силы связывания, являющиеся непременным условием образования любой сферической структуры.

Совершенно отлична от нее древовидная форма нервных клеток. Ей соответствует и совершенно другой по составу минерал пиролюзит — окись марганца. Тот факт, что фигуры митоза — веретено и звезды — воспроизводятся в опытах с диффузией, показывает, что наряду с молекулярным составом сопоставляемых структур следует учитывать и чисто физические процессы. Подобие водных потоков рек и сосудистых путей, проводящих кровь и сок, может основываться прежде всего на чисто гидродинамических закономерностях.

Опорным структурам растений и животных соответствуют из царства минералов в основном силикаты и карбонаты — в песке к ним добавлены органические вещества. Церуссит — это карбонат свинца, а ткани костей человека в основном со-

стоят из фосфата и карбоната кальция в виде кристаллов гидроксиапатита. В состав этих тканей входит, как и в случае песчаника, органическое вещество — белок (остеоид) (Einarson et al., 1964). Раковины фораминифер, образующие их скелет, состоят из карбоната кальция и цементирующего его гликопротеина (Barnes, 1980).

Генетический код детерминирует синтез белков, но не их углеводных компонентов — полисахаридов; для них, как и для карбоната кальция, никакого кода не существует. Это показывает, что гены не являются существенным элементом механизма формообразования, имеющего в основном минеральное происхождение. Взаимодействующий с «не-генетическими» сахарами белок играет роль цемента, от которого, вероятно, зависят только детали формы, характерные для данного вида.

Наиболее яркий пример изофункциональной гомологии — это образование мыльных пузырей. Очевидно, что именно близкое сходство химических компонентов мыльных пузырей и клеточных мембран определяет их функциональные свойства. Первые состоят из раствора жирных кислот, вторые — из фосфолипидов. Оба химических соединения ведут себя сходным образом. Поэтому такой существенный биологический процесс, как дробление, в результате которого формируется эмбрион, уже проявляет себя в крайне простом физико-химическом процессе. Химический состав клеточной оболочки был еще неизвестен в те годы, когда Уилсон (Wilson, 1925) отметил это сходство. Поэтому дробление и позже считалось случайным процессом, своего рода курьезом, не имеющим отношения к биологическому развитию, и не упоминалось в трудах по эмбриологии. Последующие достижения химии показывают неслучайный характер гомологии, коренящейся в химическом подобии обеих структур. Таким образом, в основе изофункционализма явлений в минеральном, растительном, животном царствах лежит скрытая химическая идентичность, которая выявляется только спустя длительное время после того, как обнаруживают совпадение внешних форм.

Отсюда следует извлечь урок: тенденция рассматривать подобные факты сходства как всего лишь случайности, курьезы или внешние аналогии проистекает из незнания лежащих в основе этих фактов химических и физических процессов.

Листья насекомоядных растений являются предшественниками поджелудочной железы и желудка

Обычно считают, что пищеварительные функции насекомоядных растений, с одной стороны, и животных — с другой, не имеют ничего общего. Однако по современным данным неко-

торые молекулярные процессы, функции и формы органов указанных растений являются предшественниками аналогичных процессов, функций и форм, ставших в последующем обычными у животных.

Благодаря электронно-микроскопическим и биохимическим исследованиям явления, бывшие ранее ботаническими курьезами, стали блистательными примерами изоморфизма и изофункционализма между растениями и животными. На поверхностях ловушек различных насекомоядных растений имеется несколько видов желез, связанных с пищеварением и другими функциями. Группы таких желез выделяют ферменты, переваривающие добычу. Они идентичны ферментам животных: это — пероксидаза, рибонуклеаза, липаза, амилаза, протеазы и другие ферменты (табл. 10.1). Секреторные клетки насекомоядных растений подобны таковым животных также и в других отношениях (Heslop-Harrison, 1978). Многие их органеллы, например аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум, модифицированы таким же образом, как и в клетках поджелудочной железы животных. Кроме того, лист, превратившийся в кувшинчик, заполненный пищеварительным соком (как у растения *Sarracenia*), очень напоминает желудок животных.

Лист насекомоядного растения иллюстрирует решение физиологической задачи на структурном, молекулярном и функциональном уровнях, которое в последующем воспроизводится поджелудочной железой и желудком млекопитающих, включая человека.

Суспензор растений по структуре и функции сходен с трофобластом человека

Представляется, что репродуктивные органы растений по структуре и функции сильно отличаются от соответствующих органов у человека. Такое мнение не бесспорно. Мужские гаметы водорослей так же подвижны, как и сперматозоиды животных. Только у высших растений в результате дифференцировки появляются пыльцевые зерна как вторичное приспособление к распространению по воздуху. Рыльце растений и завязь (с ее яйцеклеткой) имеют конфигурации, похожие на влагалище, матку и яичник женщины. Однако это не только внешнее подобие. Суспензор ряда растений очень сходен с трофобластом млекопитающих и человека — окружающей эмбрион тканью, из которой образуется плацента (Nagl, 1973). Положения суспензора и трофобласта относительно соответствующих эмбрионов анатомически сопоставимы. Тот и другой участвуют в доставке питательных веществ к эмбриону; в том и другом наблюдается амплификация ДНК и имеются политенные хромосомы.

Таблица 10.1. **Пищеварительные ферменты и способы захватывания насекомых у насекомоядных растений 15 родов из пяти семейств**

Семейство и род	Ловушка				Пищеварительные ферменты										
	активная		пассивная												
	высасывание	капкан	«ловчая яма»	прилипание	пероксидаза	рибонуклеаза	липаза	эстераза	кислая фосфатаза	амилаза	мальтаза	инвертаза	хитиназа	протеаза	уреаза
Nepenthaceae															
Nepenthes			×		?	+	+	+	+	—			?	+	
Sarraceniaceae															
Sarracenia			×				?	—		?	—	+		+	—
Heliamphora			×												
Darlingtonia			×				—			?	—	?		+	—
Cephalotus			×							—				+	
Droseraceae															
Drosera				×	+		—	+	+	—				+	
Drosophyllum				×	+			+	+	—				+	
Dionaea		×						+	+					+	
Aldrovanda		×						+	+					+	
Lentibulariaceae															
Pinguicula				×	—	+		+	+	+			—	+	
Genlisea	×							+	+					+	
Ultricularia	×							+	+					+	
Biovularia															
Polypompholyx															
Byblidaceae															
Byblis				×											

Глава 11

Эволюция функции

Клетка строилась изнутри и постепенно.
Клетки — это не машины

Чтобы познать происхождение функции и ее эволюцию, необходимо понять, как организовывалась клетка. Обычно предполагается, что клетка формировалась хаотически и ассоциация молекул и органелл происходила в результате случайных актов. Подобная идея вытекает из представления об организмах и клетках как о машинах. Это представление стопятидесятилетней давности возникло с началом индустриальной эпохи как здоровая реакция против господствовавшего до тех пор мистицизма. Считалось, что точно так же, как устройство паровоза или любой другой машины, устройство организма можно понять путем анализа, расчленения его на части и изучения отдельных его составляющих и химических реакций. В те времена уподобление организма машине было плодотворным. И теперь все еще утверждают, что клетка является машиной (Lehninger, 1975) и что организм — это тоже машина (Monod, 1970), хотя данные о молекулярной самосборке заставили от такого представления отказаться.

Клетка отличается от машины по ряду существенных признаков (Lima-de-Faria, 1983).

1. Сборка машины и сборка клетки осуществляются на основе совершенно различных принципов. Клетка создавалась постепенно, и в нее включались только атомы и молекулы, соответствующие физико-химическим свойствам первоначальных клеточных компонентов. На каждой ступени между различными молекулами шел процесс узнавания. В отличие от этого машину собирают, механически соединяя разнообразной формы детали из разнородных материалов. Например, резиновый шланг соединяют с металлическим винтом и монтируют в пластиковое колесо. В машине требуется только согласованная работа частей на уровне ее конечной функции.

2. Рибосома у *E. coli* состоит из РНК трех типов (23S, 16S и 5S) и из 55 белков. Их можно выделить, а при благоприятных для самосборки условиях они соединяются и снова образуют функционирующую рибосому (Nomura, 1973; Спирин,

1986). Каждая молекула способна узнавать другие и участвовать в точной реконструкцин нативной структуры. Ничего подобного нельзя сделать, например, с часами: детали, если их рассыпать, не могут собраться сами, «узнать» друг друга и составить работающие часы.

3. Третье качество, отличающее клетку от машины, — это способ использования энергии. Машины, как правило, работают, используя разность уровней энергии, тогда как клетки способны концентрировать и канализировать энергию. При фотосинтезе осуществляется перенос электронов за счет энергии поглощенного света в направлении состояния с более высокой потенциальной энергией (Lehninger, 1975).

Итак, клетка строилась путем самосборки, при которой каждая молекула (или атом) избирательно узнавала следующую частицу. Таким образом, каждая химическая реакция или акт самосборки являлись интеграционным процессом. Каждая ступень была обусловлена спецификой предыдущей. Отсюда видно, что клетка — не машина, а упорядоченная конструкция, каждый атомный и молекулярный компонент которой выполняет определенную функцию. Функция существовала уже при зарождении клеток, самосборка лишь способствовала проявлению специфических активностей.

Эволюция функции

«Функцня есть феномен, проявляющийся в результате активности какого-либо органа» (Schoffeniels, 1976). Это определение правильно на физиологическом уровне. Однако на молекулярном уровне, например для случая репликации ДНК и транскрипции, функция становится результатом координированной активности ряда макромолекул. Важно помнить, что сама по себе ДНК не может реплицироваться или транскрибироваться. Эти функции могут ею выполняться только во взаимодействии с несколькими ферментами, такими как ДНК- и РНК-полимеразы. Функция осуществляется в результате специфичного и согласованного взаимодействия между макромолекулами, в данном случае — между белками и нуклеиновыми кислотами. Конкретнее, функция есть результат взаимного узнавания специфичных групп аминокислот и оснований — компонентов макромолекул обоих типов. Таким образом, подобно тому как для функционирования органа требуется «сотрудничество» различных клеток, так для функционирования макромолекул необходима совместная активность различных видов молекул. На более низкнх уровнях организации частиц, включая простые молекулы, также необходимо «сотрудничество» — координация действия различных атомов и

молекул. Примером может служить активный транспорт через мембраны: гидролиз АТР ускоряется путем «сотрудничества» с ионами кальция (Schoffeniels, 1969).

И опять функция предстает как процесс интеграции взаимодействий. Интеграция активности молекул произошла в самом начале организации клеток и явилась основой той деятельности, которая в ходе дальнейшей эволюции стала физиологической функцией.

Каждому химическому соединению в клетке присуща некая изначальная функция

Вся имеющаяся информация о внутриклеточных функциях показывает, что каждому химическому соединению в клетке присуща своя изначальная функция, хотя бы самая простая и малозаметная. Примером может служить аденин. Он функционирует и как самостоятельная молекула, и в составе макромолекул. Показано, что для роста ткани сердцевины стебля табака нужен, наряду с ауксином, также и аденин (Skoog, Armstrong, 1970). Только после его добавления начинается быстрое клеточное деление, инициируемое взаимодействием аденина с ауксином. В то же время основная функция аденина заключается в том, что он участвует в процессах передачи генетической информации в составе ДНК и РНК. Это пример небольшой молекулы, выполняющей в клетке две совершенно различные функции на двух разных уровнях молекулярной организации: 1) эта молекула индуцирует клеточное деление и 2) действует как часть генетического материала. С уровнем меняется и функция, но имеется она на каждом уровне.

Различные функции соединений, содержащих порфириновое кольцо

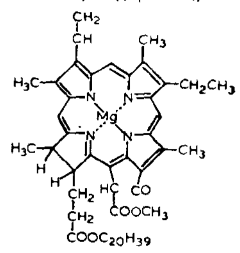
Порфириновое кольцо служит основой ряда более крупных молекул и само является производным более простого тетрапиррольного соединения — порфина (рис. 11.1) (Battersby et al., 1980; Margulis, 1981). Эволюция этой молекулы включает ряд промежуточных соединений; одно из них, протопорфирин, является порфирином со специфичной боковой цепью. Избирательность эволюционного процесса проявляется в том, что, хотя порфирины могут существовать по крайней мере в пятнадцати изомерных формах, в клетках встречается только одно из них (протопорфирин IX). Это химическое ограничение строго канализировало последующую эволюцию, предопределив образование производных только данного соединения.

Витамин B_{12} (цианокобаламин)
(синтез белков и нуклеотидов)

Бактериохлорофилл *a*
(фотосинтез у бактерий)

Хлоробиум — хлорофилл-650
(фотосинтез у бактерий)

Хлорофилл *a*
(фотосинтез у водорослей)



Гем
(дыхание)

Рис. 11.1. Структурные формулы некоторых природных порфириновых производных (Margulis, 1981).

Следующим шагом в эволюции протопорфирина явилось образование его «четырехзубчатых» комплексов с ионами железа, магния, цинка, никеля, кобальта и меди. Протопорфирин стал структурной основой гемоглобина, миоглобина и большинства цитохромов. Эти молекулы выполняют две неодинаковые функции. 1. При нормальном функционировании гемоглобина и миоглобина валентность атома железа при связывании и освобождении кислорода не изменяется. 2. В цитохромах происходят обратимые переходы железа между формами Fe(II) и Fe(III). Гемоглобин и миоглобин являются переносчиками кислорода, а цитохромы — переносчиками электронов.

Порфириновое кольцо имеется и у хлорофиллов — пигментов, взаимодействующих со специфичными белками. Хлорофилл *a*, магний-порфириновый комплекс, является главным участником фотосинтеза — процесса, в котором действуют различные доноры и акцепторы электронов. Направление перемещения последних противоположно тому, что наблюдается при дыхании.

В четвертом виде комплекса, витамине B_{12}, порфириновое кольцо заменено аналогом — корриновым кольцом с центральным атомом кобальта вместо магния. Этот витамин необходим для нормального созревания и развития эритроцитов; он участвует также в ферментативных реакциях как кофермент — переносчик метильной группы на ее акцепторы.

Таким образом, все четыре вида крупных молекулярных комплексов, производных порфиринового кольца — их предшественника,— выполняют функции отчасти аналогичные, но в то же время и разнящиеся. Все они участвуют в переносе определенной молекулы (кислорода, метильной группы) или элементарной частицы — электрона.

Анализ описанных эволюционных событий показывает, каким образом каждая молекула в клетке включается в суммарные молекулярные и функциональные процессы. 1. В каждом случае в клетку допускаются лишь немногие из возможных изомерных форм, становящихся тем самым уникальными. 2. В таком качестве они приобретают функцию, точно обусловленную их строением и характером их взаимодействия с другими такими же отобранными специфичными соединениями. Каждые химическая реакция и функциональный акт в клетке являются детерминированным следствием предыдущих, которые в свою очередь обусловлены предшествующими и так далее, пока не дойдем до исходного набора молекул, атомов и элементарных частиц.

Гемоглобин у животных и у растений выполняет разные функции

У растений определенных групп имеется ген гемоглобина, считающийся типичным для животных. Бобовые (клевер, горох) синтезируют белок, именуемый леггемоглобином, аминокислотная последовательность которого мало чем отличается от первичной структуры гамма-цепи гемоглобина человека (Ellfolk, 1972; Dilworth, Coventry, 1977). Этот белок используется растениями для фиксации азота; он присутствует в тех клетках, где имеются симбиотические бактерии, участвующие в этом процессе. Чтобы объяснить происхождение этого гена, можно рассмотреть несколько типов эволюционных каналов.

1. Он может происходить от гена хлорофилла. Гем и хлорофилл имеют общего предшественника (протопорфирин) и одну и ту же химическую основу. 2. Гемоглобин может быть продуктом первичного гена глобина, возможно, присутствующего в растениях в еще не обнаруженной форме псевдогена. Указывалось (Lewin, 1981), что ген леггемоглобина имеет все признаки примитивного гена глобина. 3. Гемоглобин растений — это пример одного из многих известных случаев параллельной эволюции, но у растений гемоглобин приобрел иную, чем у животных, функцию, а именно — участие в фиксации азота, а не в дыхании. 4. Недавно Джеффриз (по Lewin, 1981) предположил, что ген леггемоглобина был относительно недавно введен в растения вирусом, однако экспериментального подтверждения эта гипотеза не получила (Landsmann et al., 1986). Анализ последовательностей ДНК и данные по гибридизации ДНК генов гемоглобина, выделенной из неродственных видов растений, привели к выводу, что растительные гемоглобины произошли от одного предшественника, общего для современных растений и животных. Следовательно, эта молекула в ходе эволюции приобрела две разные функции.

Молекулы, приобретающие различные функции; появление терморегуляции и эволюционные последствия этого события

У земноводных и пресмыкающихся температура тела отчасти определяется средой. Воздух в легких и поверхность тела у них часто бывают немного холоднее среды вследствие испарения содержащейся в теле воды, а у некоторых пресмыкающихся, например у игуаны, температура тела поддерживается на немного более высоком уровне, чем температура среды.

Птицы и млекопитающие регулируют теплоотдачу при помощи дыхательной системы. Терморегуляция у них осуществляется в основном за счет ускорения обмена, который стимулируется тиреоидными гормонами и приводит к повышению теплопродукции. В терморегуляции участвуют также катехоламины (Eckert, Randall, 1978). Температура тела у птиц поддерживается в пределах 41—45 °С, у человека — около 37 °С (Perrins, 1976).

Появление терморегуляции — это еще один пример того, как молекула, присутствующая у примитивных организмов и выполняющая определенную функцию, внезапно приобретает новую, более значительную. У низших позвоночных — рыб, земноводных, рептилий — тиреоидные гормоны являются ключевыми факторами стимуляции роста и развития. Эти гормо-

ны изменяют предпочтение к соленой или пресной воде у костистых рыб, строго регулируют процессы развития у земноводных, в особенности метаморфоз у лягушек. Таким образом, если у низших позвоночных основные функции этих гормонов связаны с процессами развития и с устойчивостью к солям, то у высших млекопитающих функции эти расширяются и организм приобретает новое физиологическое качество — способность к терморегуляции. Благодаря этому эволюционному изменению среда, в которой находились клетки позвоночных, приобрела новое свойство: отныне ее температура могла колебаться лишь в очень узких пределах. Эволюционные последствия этого, кажется, не были до сих пор должным образом оценены. Дело в том, что фиксация температуры представляет собой совершенно новый фактор, ограничивающий эволюцию птиц и млекопитающих; их клеточный метаболизм оказывается «в плену» у постоянной температуры.

Белки теплового шока являются защитным приспособлением против отклонений температуры клетки; однако с эволюционной точки зрения представляет интерес и тот факт, что эти белки имелись в клетке еще до возникновения терморегуляции. Сначала их обнаружили у насекомых, но позже оказалось, что они широко распространены у позвоночных и растений (Nover et al., 1984) (табл. 11.1).

«Новые» функции появляются на основе уже существующих

Черепная крыша примитивных позвоночных имела пять отверстий: для двух ноздрей, двух глаз и эпифиза. В последнем имелся фоторецептор, функционировавший как своего рода третий глаз. Он присутствовал у всех девонских рыб главных групп, а также у древних земноводных и пресмыкающихся палеозоя. В триасовый период его зрительная функция была утрачена, но он продолжает существовать у высших позвоночных как железистая структура с эндокринными функциями (Romer, Parsons, 1978). Он выделяет гормон мелатонин, вызывающий агрегацию меланина в коже, причем синтез гормона зависит от количества падающего света. Эпифиз представляет собой срединный вырост мозгового пузыря (Eckert, Randall, 1978). С ним произошли следующие превращения. 1. «Внешняя» функция, зрение (глаз), превратилась во «внутреннюю» (секреция гормона). 2. Функция, присущая мозгу, стала функцией, присущей железам. 3. Вместо фоторецепторной функции появилась регуляция светочувствительности кожи. При этом на обеих стадиях эволюции сохранялась реакция на свет — сначала при помощи внешнего, потом внутреннего органа.

Таблица 11.1. Примеры организмов, в клетках которых в результате тепловой обработки индуцируется синтез белков теплового шока (Nover et al., 1984)

Микроорганизмы	Иглокожие
Простейшие животные	*Paracentrotus lividus* (морской еж)
Naegleria gruberi	Рыбы
Tetrahymena pyriformis	*Salmo* sp. (лосось)
Миксомицеты	Земноводные
Dictyostelium discoideum	*Xenopus laevis*
Polysphondylium pallidum	*Rana catesbiana*
Physarum polycephalum	Птицы
Грибы	Фибробласты куриного эмбриона
Achlya ambisexualis	Клетки зародыша перепела
Saccharomyces cerevisiae (дрожжи)	Млекопитающие
Neurospora crassa	Фибробласты хомяка
Животные	Клетки человека
Моллюски	Ткани крысы
Aplysia californica	**Растения**
Нематоды	*Zea mays* (кукуруза)
Caenorhabditis elegans	*Nicotiana tabacum* (табак)
Насекомые	*Glycine max* (соевые бобы)
Calpodes ethlius (бабочка)	*Lycopersicon peruvianum* (томат)
Drosophila sp. (плодовая мушка)	
Chironomus spec.	
Ceratitis capitata	

Сходное изменение характерио для эволюции функции инсулина. Сначала он появился у насекомых, а позднее у позвоночных. Он присутствовал в нервных клетках еще до того, как стал секретироваться эндокринной железой (Falkmer et al., 1984); более того, в ходе эволюции изменнлась его функция. В гемолимфе личинки *Drosophila* инсулин играет роль гормона, ускоряющего клеточную дифференцировку, тогда как у млекопитающих он регулирует метаболизм глюкозы (Seecof, Dewhurst, 1974).

«Новые» функции возникают на основе комбинации уже существующих

Известно много примеров, когда у позвоночных какая-либо структура органа, выполняющая определенную функцию, приобретает в ходе эволюции новую функцию, становясь частью других органов. В слуховом аппарате примитивных земноводных одна из костей — стремечко — передавала звуковые колебания от барабанной перепонки внутреннему уху. У предшественников амфибий функция стремечка была совершенно иной. Вначале стремечко было частью жаберной дуги; позднее оно

превратилось в скрепление, связывающее челюсти с черепной коробкой, и наконец стало частью слухового анализатора. Колберт (Colbert, 1980) замечает: «Вот интересный пример эволюционного превращения структуры, в результате которой она приобретает совершенно иную функцию — процесс, неоднократно происходивший в истории живого». В данном случае это кость, в ходе эволюции становящаяся частью жаберного аппарата (дыхание), частью челюстей (введение пищи) и частью слуховой системы. Это означает, что одна и та же кость, становясь составной частью других органов, приобретала совершенно новые функции. Эти новые функции появлялись на основе комбинации прежних.

Функция «нефункциональной» ДНК

Функцию ДНК связывали в основном с процессом кодирования, т. е. транскрипции ДНК с образованием РНК и трансляции РНК с образованием белка. Некодирующая ДНК рассматривалась как нефункциональная; многие авторы считали ее бессмысленной — «нонсенс» — ДНК.

В геноме бактериофага ФX174 имеется несколько некодирующих последовательностей разной длины. Однако было показано (Weisbeek, 1984), что два таких некодирующих участка несут генетическую информацию. Так, область между генами *F* и *G* существенна для инициирования синтеза комплементарной цепи ДНК. Этот сегмент содержит последовательность, которую узнает прединициирующий белок (*n'*). Другой участок ДНК — между генами *H* и *A* — содержит основной сигнал терминации транскрипции и информацию для синтеза ДНК in vivo. Эти последовательности входят в ту область ДНК, которая используется фагом для регуляции экспрессии его генов.

Сходные структурные особенности имеются и у вируса полиомы. Геном вируса представлен двухцепочечной сверхспиральной кольцевой ДНК, состоящей из ранней и поздней областей репликации. Три ранних белка являются Т-антигенами, участвующими в трансформации клеток у грызунов. Вблизи участка начала репликации ДНК есть некодирующая область. Она содержит регуляторные сигналы для репликации и транскрипции, включая энхансерные последовательности большого Т-антигенсвязывающего сайта (Ito, Griffin, 1984). Итак, некодирующие последовательности вируса ФX174 и полиомавирусов участвуют в регуляторных процессах экспрессии генов.

Спирин (Спирин, 1986) подчеркнвает, что некодирующим последовательностям матричной РНК следует уделять особое внимание. Функция их может состоять в построении специали-

зированных трехмерных вторичных и третичных структур, регулирующих элонгацию пептидной цепи и связывание матрицы РНК с распознающими белками, участвующими в трансляции.

Функция интронов

Наличие в ядрах избыточной ДНК, которую многие авторы считали обособленной формой и придумывали для нее специальные названия, в значительной мере получило объяснение после обнаружения интронов (Breathnach, Chambon, 1981). Эукариотические гены большей частью представляют собой чередующиеся последовательности из интронов и экзонов. И те и другие транскрибируются с образованием РНК, но в результате последующего сплайсннга матрица, на которой происходит трансляция, оказывается состоящей только из экзонов. Некоторые прерывистые гены содержат по меньшей мере пятьдесят интронов (ген альфа-2 коллагена курицы), а в гене дигидрофолатредуктазы суммарная длина интронов может составлять более 95% суммарной длины гена (Nunberg et al., 1980).

Ранее интроны относили к «мусорной» или «паразитической» ДНК; теперь, после анализа механизмов сплайсинга, их функция становится очевидной: интроны участвуют в регуляции генной экспрессии. Псевдогены глобина, утратившие оба интрона глобина, не экспрессируются, а в случае SV40 относительная частота актов сплайсинга, в результате которого образуются мРНК, сильно зависит от делеций Т-интрона (Khoury et al., 1979). По другим данным интроны нужны для объединения генов тех белков, где имеются многократно повторяющиеся домены в структуре, как в случае альбумина и коллагена (Gilbert, 1985; Gilbert et al., 1986).

Как последовательность ДНК, не кодирующая никакого белка, внезапно становится кодирующей

Наиболее значнтельным изменением в системе интронов/экзонов является превращение первых во вторые: интрон одного из генов становится экзоном другого. Примером служит ген апоцитохрома *b* митохондрий дрожжей. Он существует в двух вариантах: длинный, с шестью экзонами и пятью интронами, и короткий, у которого первые три интрона отсутствуют. В ходе транскрипции длинного гена первый интрон удаляется и часть транскрипта второго интрона используется для синтеза составного белка (fusion protein), названного «бокс 3 РНК-матураза»

(Borst, Grivell, 1981). Такое же явленне описано для гена 21S-рРНК дрожжей, один интрон которого имеет открытую рамку считывания, кодирующую белок из 235 аминокислотных остатков (Macreadie et al., 1985; Jacquier, Dujon, 1985).

Домены интронов и экзонов, участвующие в регуляции размеров и количества продуцируемой зрелой мРНК, могут меняться ролями: один может переменить — по крайней мере частично — функцию другого. Таким образом, последовательность ДНК, которая по неодарвинистским представлениям не выполняла никакой функции, вдруг ее приобретает. Становится очевидным, что это изменение обусловлено не отбором и не «эгоистичностью» ДНК, а чисто физико-химическими механизмами, внутренне присущими структуре ДНК, как и другим клеточным макромолекулам.

Эволюция генов и белков приводит к синтезу не только больших, но и малых пептидов

До сих пор преобладало мнение, что малые пептиды, нмеющиеся в клетках, являются исключительно продуктами деградации крупных белков. Большинство генетиков не допускали мыслн о том, что такие пептиды могут синтезироваться на основе коротких сегментов ДНК, а крупные белки могут образовываться путем координированной сборки малых предшественников. Именно поэтому считали, что сателлитные ДНК, состоящие в основном из коротких последовательностей, не выполняют никаких функций: они не могут кодировать крупные белковые комплексы. Малые пептиды, выполняющие особые функции, действительно являются продуктом расщепления крупных белков-предшественников, но в то же время и гены таких пептидов объединяются, в результате чего синтезируются более крупные белки. Это последнее явление имеет большое значенне для понимания эволюции белков: оно обусловливает образование сложных белков на основе более простых. Более того, объединение генов является ключевым событием для выяснения механнзма реорганизации генов при возникновении эукариот.

Три гена генома морской улитки *Aplysia* составляют семейство, потому что они кодируют три белка-предшественника, которые образуют три пептида, возможно происходящие от одного предка — малого пептида. Ген его утроился и стал кодировать более крупный белок (Scheller, Axel, 1984). Дальнейшая информация о таких генах подтверждает, что белки «монтируются» подобно мозаике из более простых структур путем комбиннрования нескольких мини-генов (Gilbert, 1985).

Механизм появления всего нового заключается в упорядоченном сочетании. Он действует на всех уровнях — от элементарных частиц до генов и организмов

Обычно полагают, что биологические формы и функции возникли с появлением живых организмов. На самом же деле на биологическом уровне не было создано ничего принципиально нового.

Основное положение автоэволюционизма гласит, что никакие формы и функции не возникают de novo; они появляются как комбинации элементов предшествующего эволюционного уровня. Комбинирование — это ключевое явление, создающее то, что представляется новым. Этот принцип основывается на данных, свидетельствующих, что комбинирование действует на каждом уровне. Путем соединения из элементарных частиц образуются новые частицы, из них — атомы, из атомов — молекулы. Объединение молекул дает минералы и макромолекулы; последние вместе с минералами порождают клетки.

Последние молекулярно-биологические данные показывают, что гены, как и сами белки, тоже создаются путем сочетания. Новые гены у эукариот являются продуктами комбинирования сегментов экзонов, соединяющихся по гомологичным сайтам в рамках мелких промежуточных последовательностей, с дальнейшим точным сплайсингом примыкающих экзонов. Этот процесс сопровождается отделением или вставкой интронов (Gilbert, 1978, 1985; Rogers, 1985). В результате могут появляться белки с новыми функциями. Подтверждением тому служит обнаруженная корреляция между перестройками экзонов и наличием доменов — структурных единиц белка. Выяснилось, что домены возникают в результате перегруппировок или объединения генов или их сегментов; это приводит к синтезу полипептидов с новыми функциями. Стало быть, новые функции возникают путем комбинирования ранее существовавших (Coggins, Hardie, 1986).

Объединяясь, клетки образуют органы или клеточные гибриды. Последние можно получить как из клеток одного и того же вида или рода, так и из клеток самых отдаленных групп, например из клеток растений и человека (Lima-de-Faria et al., 1977, 1983, 1985). Существенно, что на каждом уровне комбинирование идет упорядоченно. Так, например, клетки могут ассоциироваться и сливаться благодаря наличию на их оболочках химических рецепторов.

Глава 12

Канализация, задаваемая свойствами минералов, и эволюция типов симметрии

Типы симметрии, характерные для живого мира, произошли от соответствующих свойств молекул и минералов

Развитие организмов, биологическая эволюция в каждом своем аспекте обнаруживают симметрию. Это свойство настолько основополагающе и очевидно, что казалось само собой разумеющимся и поэтому не считалось центральной проблемой эволюции. Типы симметрии имеют важнейшее значение, поскольку они являются элементом любой структуры и конфигурации. Важно и то, что типы симметрии, наблюдающиеся у живых организмов, существовали в мире молекул и минералов еще до появления генов.

Двусторонняя симметрия обычна для растений и животных и унаследована от минералов

Двусторонняя симметрия, столь обычная для растений, беспозвоночных и позвоночных животных, унаследована от минералов. Кристаллы кальцита образуют, как их называют минералоги, двойниковые кристаллы с двусторонней симметрией (рис. 12.1). Мы считаем, что этот тип симметрии, свойственный многим минералам, лежит в основе двусторонней симметрии биологических объектов.

Большинство типов симметрии живых организмов свойственно уже минералам и квазикристаллам

У минералов имеются оси вращательной симметрии 1-, 2-, 3-, 4- и 6-го порядков. Из этих чисел два нечетных и три четных. Симметрия 5-го порядка отсутствует у минералов, но имеется у квазикристаллов (рис. 8.7). Она часто встречается у некоторых семейств растений, например у Rosaceae, и у иглокожих (морских звезд и морских ежей). Симметрия 3-го порядка характерна для целых семейств растений и появляется у однодольных (Iridaceae, Amaryllidaceae). Обычны и симметрии с номером порядка, кратным первому: 2-, 4-, 8- и 12-го

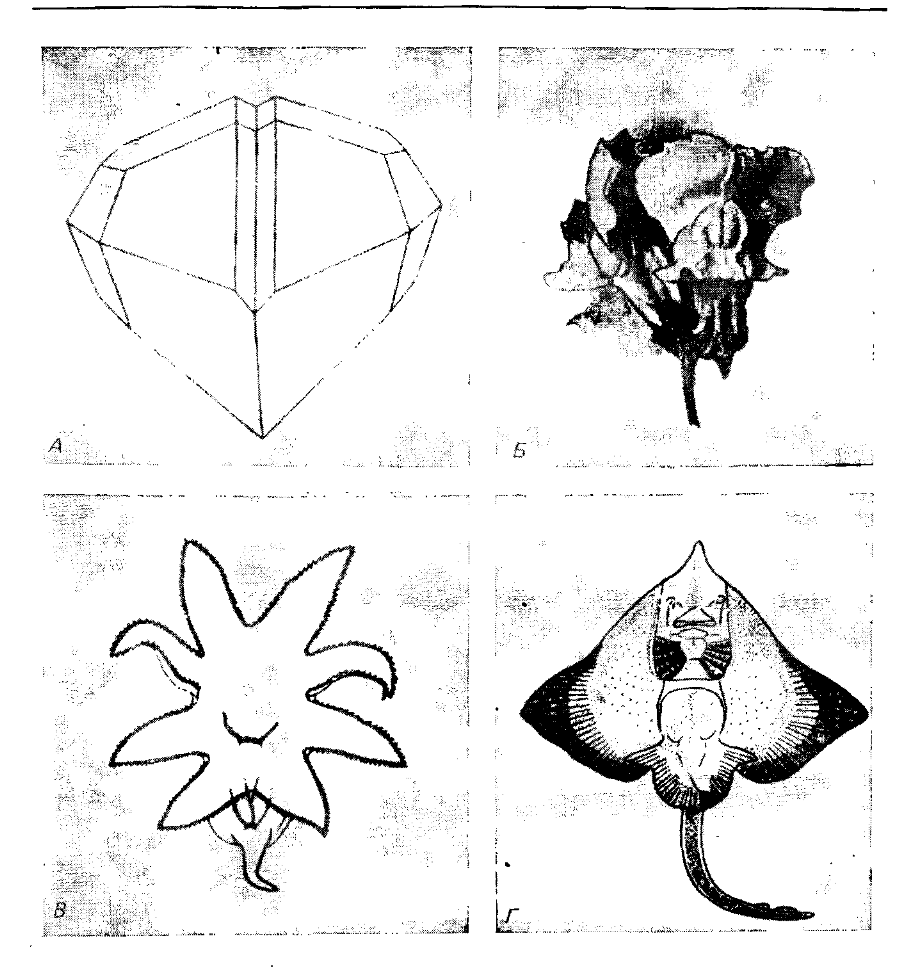


Рис. 12.1. Двусторонняя симметрия. *А*. Минерал: двойниковый кристалл кальцита $CaCO_3$ (ромбоэдрическая форма) (Cabrera, 1937). *Б*. Растение: два цветка *Antirrhinum majus*, один изображен сбоку, другой — спереди (сем. Scrophulariaceae) (Baur, 1930). *В*. Беспозвоночное: глубоководный оболочник *Octacnemus ingolfi* (Barnes, 1980). *Г*. Позвоночное: скат *Raja alba* (Luther, Fiedler, 1976). Иллюстрация составлена автором.

порядков у цветков и беспозвоночных (рис. 12.1, 12.3, 12.7 и 12.11); симметрии 3- и 6-го порядков (рис. 12.2 и 12.5), а также 5- и 10-го (рис. 12.4 и 12.9) появляются и у растений, и у животных. Встречаются у них также и симметрии с порядковыми числами простыми и нечетными: 7, 9, 11 и 13 (рис. 12.6, 12.8, 12.10 и 12.12).

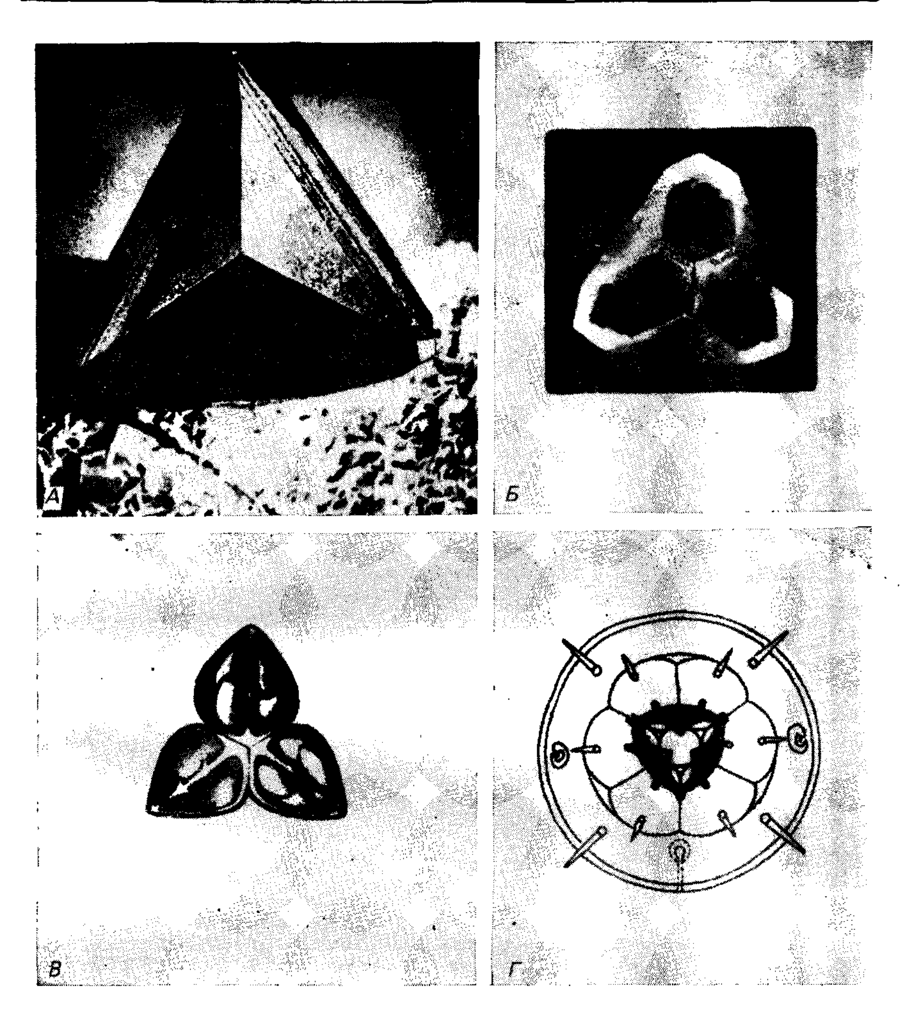


Рис. 12.2. Симметрия 3-го порядка. *А*. Минерал: кристалл тетраэдрита — сульфида меди и сурьмы, $(CuFe)_{12}(SbAs)_4S_{13}$ (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Минерал: кристалл борацита — природного борнокислого и хлористого магния (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *В*. Растение: плод *Fumana procumbens* (сем. Cistaceae) с тремя гнездами, содержащими семена (Heywood, 1978). *Г*. Беспозвоночное: передний конец нематоды (Barnes, 1980). Иллюстрация составлена автором.

Кратность легко объяснить удвоением исходного числа составляющих частей, а нечетные порядки, по-видимому, являются результатом однократного дополнительного повторения компонента. Симметрия живых организмов не является «нововведением», созданным на биологическом уровне. Ее типы ни-

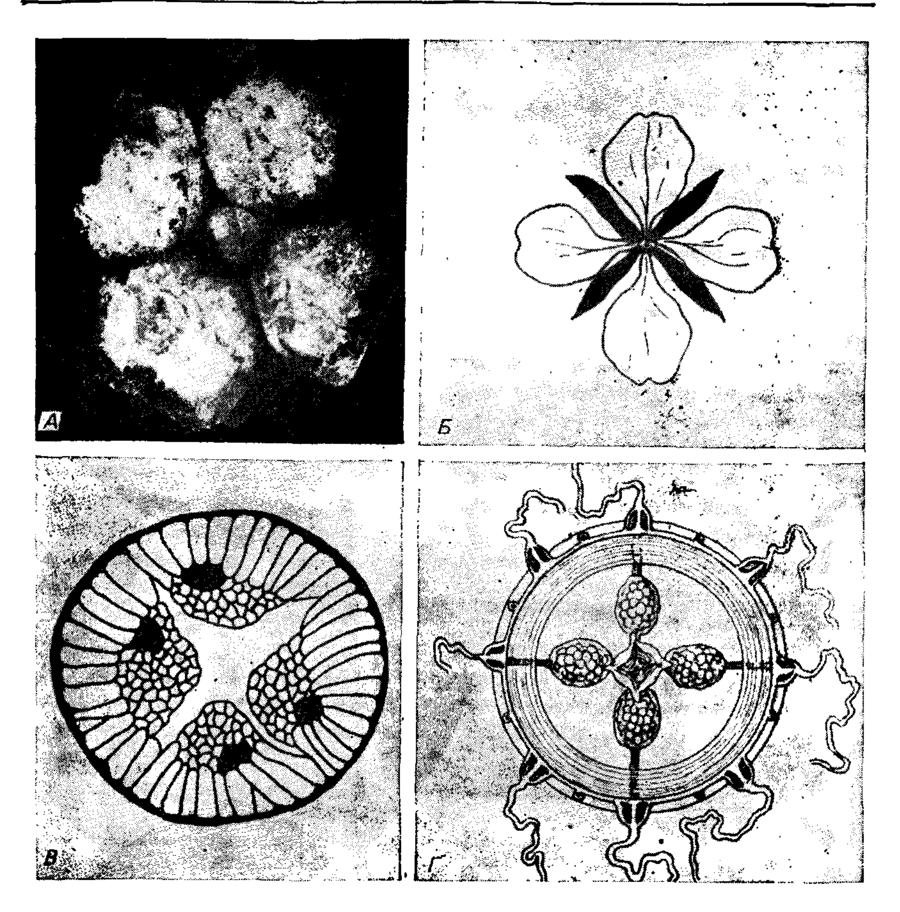


Рис. 12.3. Симметрия 4-го порядка. *А*. Минерал: кристалл андалузита, состоящего в основном из глинозема и кремнезема (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Растение: цветок *Epilobium angustifolium* (сем. Onagraceae) (Strasburger, 1943). *В*. Беспозвоночное: начальная стадия полного дробления яйца паука *Theridion maculatum* (Barnes, 1980). *Г*. Беспозвоночное: медуза *Eucope campanulata* (Pierantoni, 1944). Иллюстрация составлена автором.

чем не отличаются от тех, что существовали у минералов и квазикристаллов. Живые организмы лишь воспользовались уже имевшимися типами симметрии или скомбинировали их, повысив порядок.

Выбор типов симметрии у растений

Школами Баура и Штуббе проведены обширные исследования мутаций у растения *Antirrhinum* (львиный зев). У этого вида мутация одного гена изменяет двустороннюю симметрию

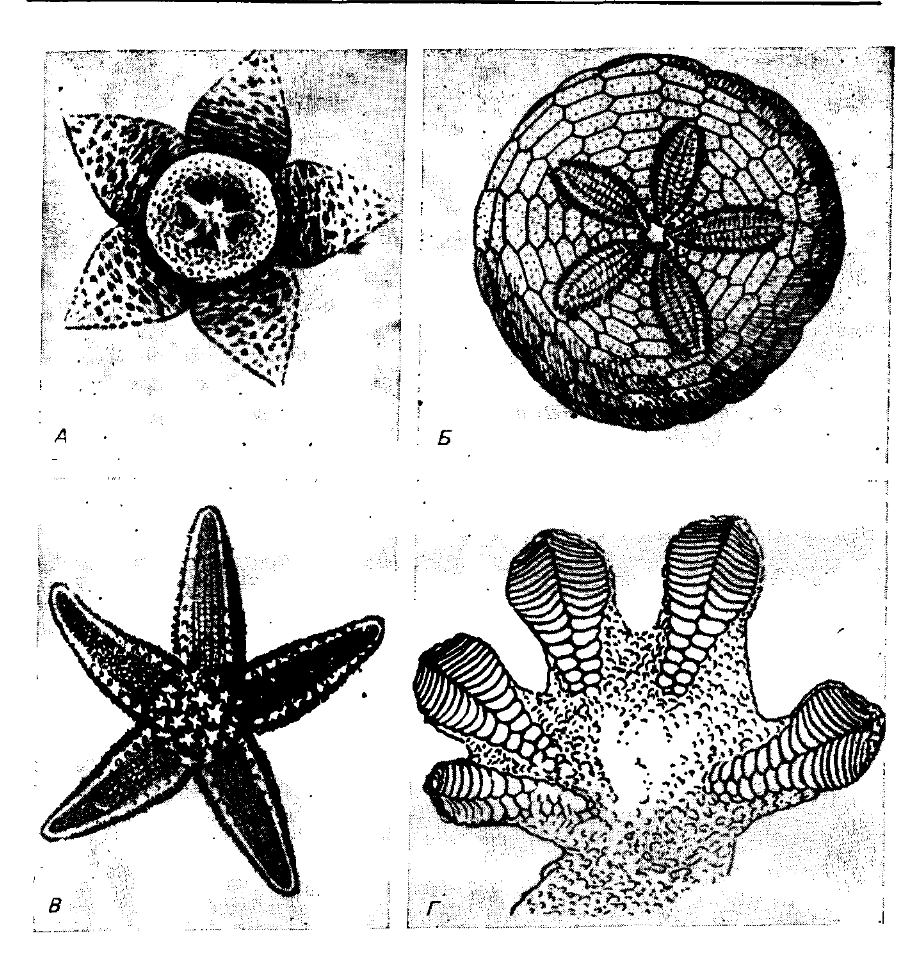


Рис. 12.4. Симметрия 5-го порядка. *А.* Растение: цветок *Rafflesia arnoldi* (сем. Rafflesiaceae) (Kayser, 1943). *Б.* Беспозвоночное: морской еж *Scutella* (Gregory, 1974). *В.* Беспозвоночное: морская звезда *Sporasterias mirabilis* (Perrier, 1936). *Г.* Позвоночное: конечность геккона *Thecadactylus* с присосками (Gregory, 1974). Иллюстрация составлена автором.

цветка на радиальную симметрию 5-го порядка. Авторы, как и все цитировавшие их работы генетики, пишут о «гене симметрии», считая бесспорным, что типы симметрии генетически детерминированы (Baur, 1930; Stubbe, 1966; Gustaffsson, 1979; Gustaffson, Lundquist, 1981).

Проанализируем характеристики изменений симметрии у львиного зева. 1. Мутация дает сильный эффект, она приводит к изменению, называемому макроэволюционным, потому что

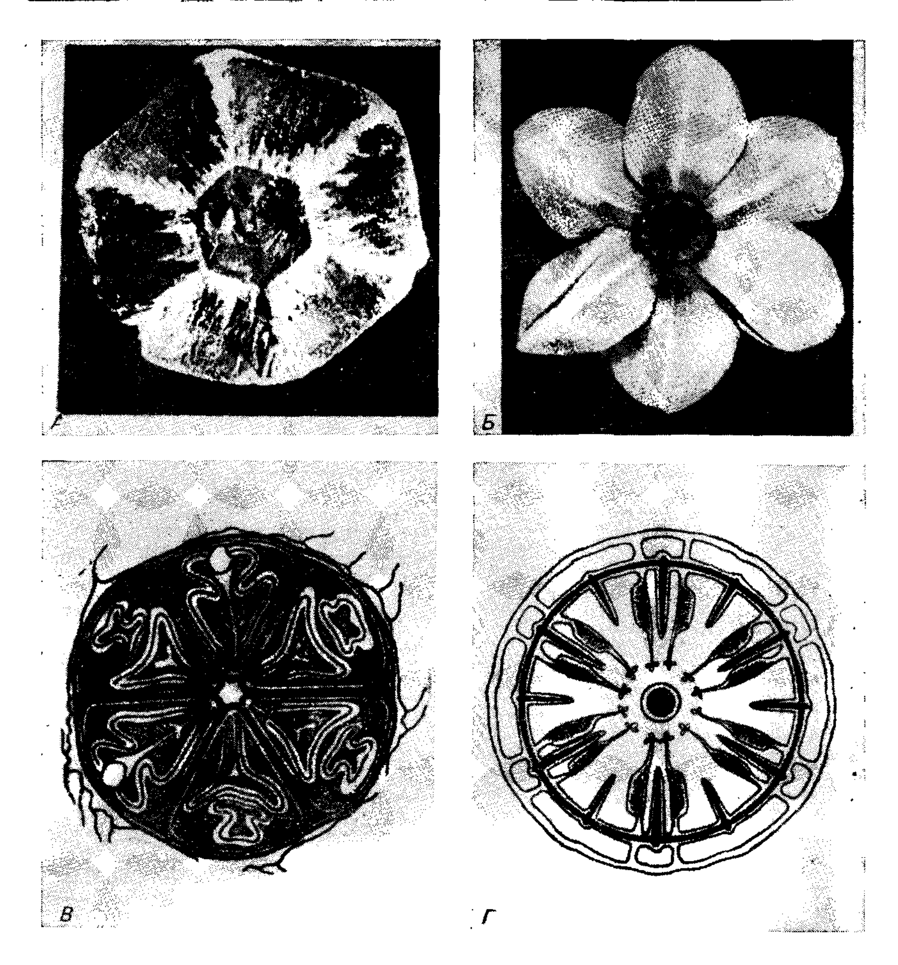


Рис. 12.5. Симметрия 6-го порядка. *А*. Минерал: кристалл изумруда, принадлежащий к группе берилла (силикат бериллия и алюминия) (Medenbach, Sussieck-Fornefeld, 1983). *Б*. Растение: цветок нарцисса желтого *Narcissus poeticus* (сем. Amaryllidaceae) (Kayser, 1943). *В*. Растение: поперечный разрез плода ипомеи пурпурной *Ipomoea purpurea* (сем. Convolvulaceae) (Wettstein, 1944). *Г*. Беспозвоночное: поперечный разрез мадрепорового коралла *Madrepora* (Pierantoni, 1944). Иллюстрация составлена автором.

скачок морфологически так же значителен, как расхождение между семействами растений. 2. Мутация канализирована, поскольку приводит только к одному определенному типу симметрии. У львиного зева зарегистрированы сотни мутаций, но симметрия изменяется, по-видимому, только указанным образом. Такого же типа изменение симметрии, и тоже только од-

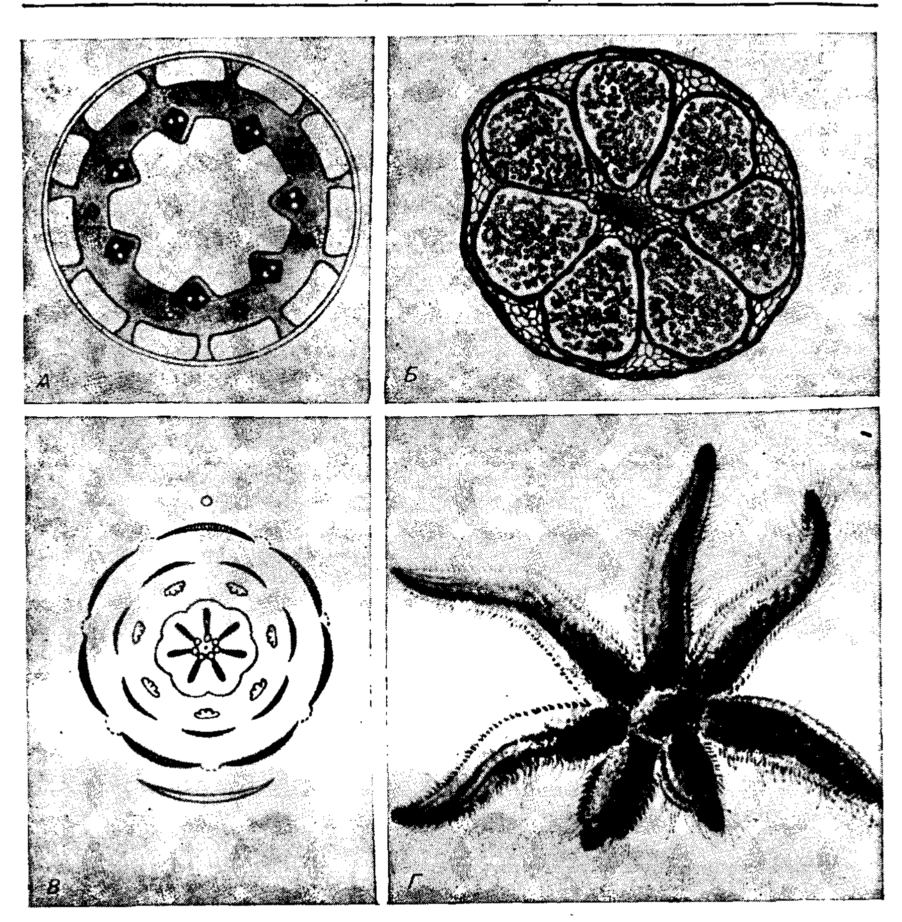


Рис. 12.6. Симметрия 7-го порядка. *А*. Растение: поперечный разрез стебля (Kayser, 1943). *Б*. Растение: поперечный разрез синангия *Ptychocarpus unitus* (верхний каменноугольный период) (Denffer et al., 1971). *В*. Растение: диаграмма цветка покрытосеменного (Tieghem, Costantin, 1918). *Г*. Беспозвоночное: семилучевая морская звезда *Luidia ciliaris* (50 см или более в диаметре) (Luther, Fiedler, 1976). Иллюстрация составлена автором.

но, наблюдается у близкого рода *Linaria* (рис. 12.13). 3. Мутация является элементарным актом на молекулярном уровне, так как в ней участвует только один ген; об этом свидетельствуют результаты многочисленных работ по гибридизации. 4. Двусторонний и радиальный типы симметрии существуют уже в царстве минералов; они не являются свойствами только растений или, скажем, львиного зева.

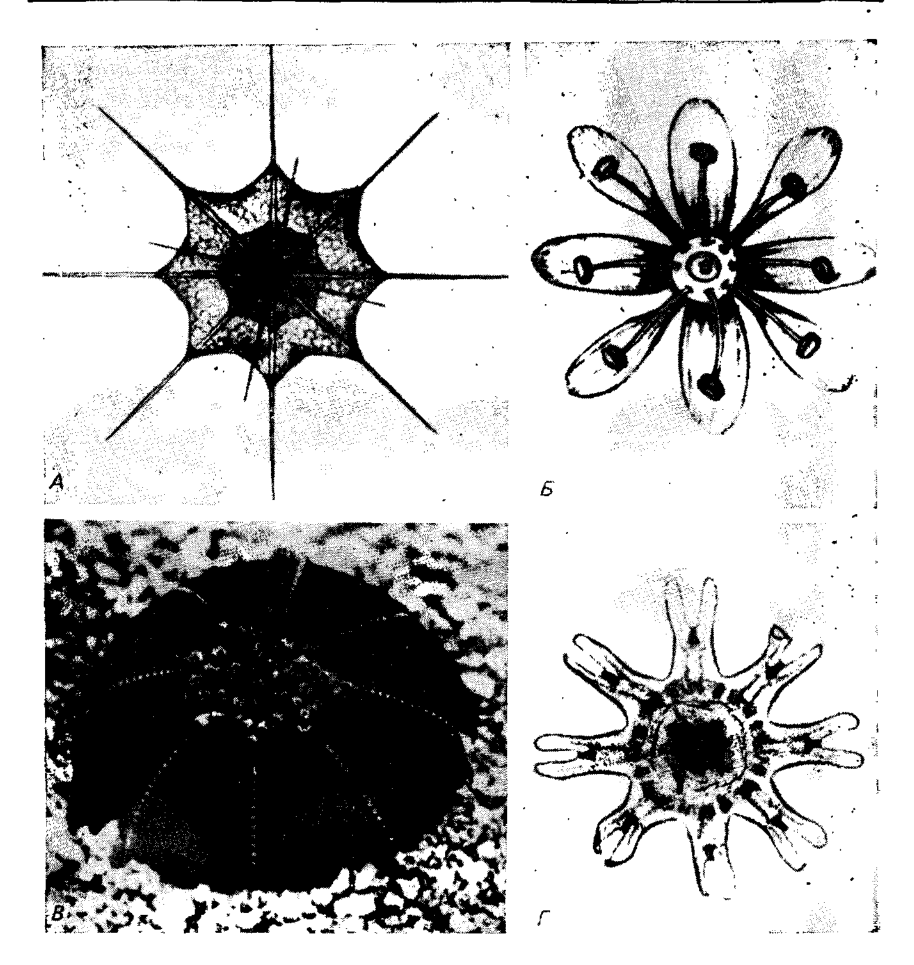


Рис. 12.7. Симметрия 8-го порядка. *А*. Простейшее: организм из рода *Acanthometra*, скелет которого состоит из сульфата стронция (Cabrera, 1936a). *Б*. Растение: цветок *Acer platanoides* (сем. Aceraceae) (Heywood, 1978). *В*. Растение: *Euphorbia obesa* (сем. Euphorbiaceae) (Cabrera, 1936b). *Г*. Беспозвоночное: личинка сцифомедузы (Cnidaria) (Russel-Hunter, 1979). Иллюстрация составлена автором.

Ген не детерминирует типов симметрии, а лишь делает между ними выбор

Типы симметрии не создавались и не создаются генами; они существовали у минералов и квазикристаллов еще до появления генов на бнологическом уровне эволюции. Ген только вызывает закрепление данного типа симметрни путем биосинте-

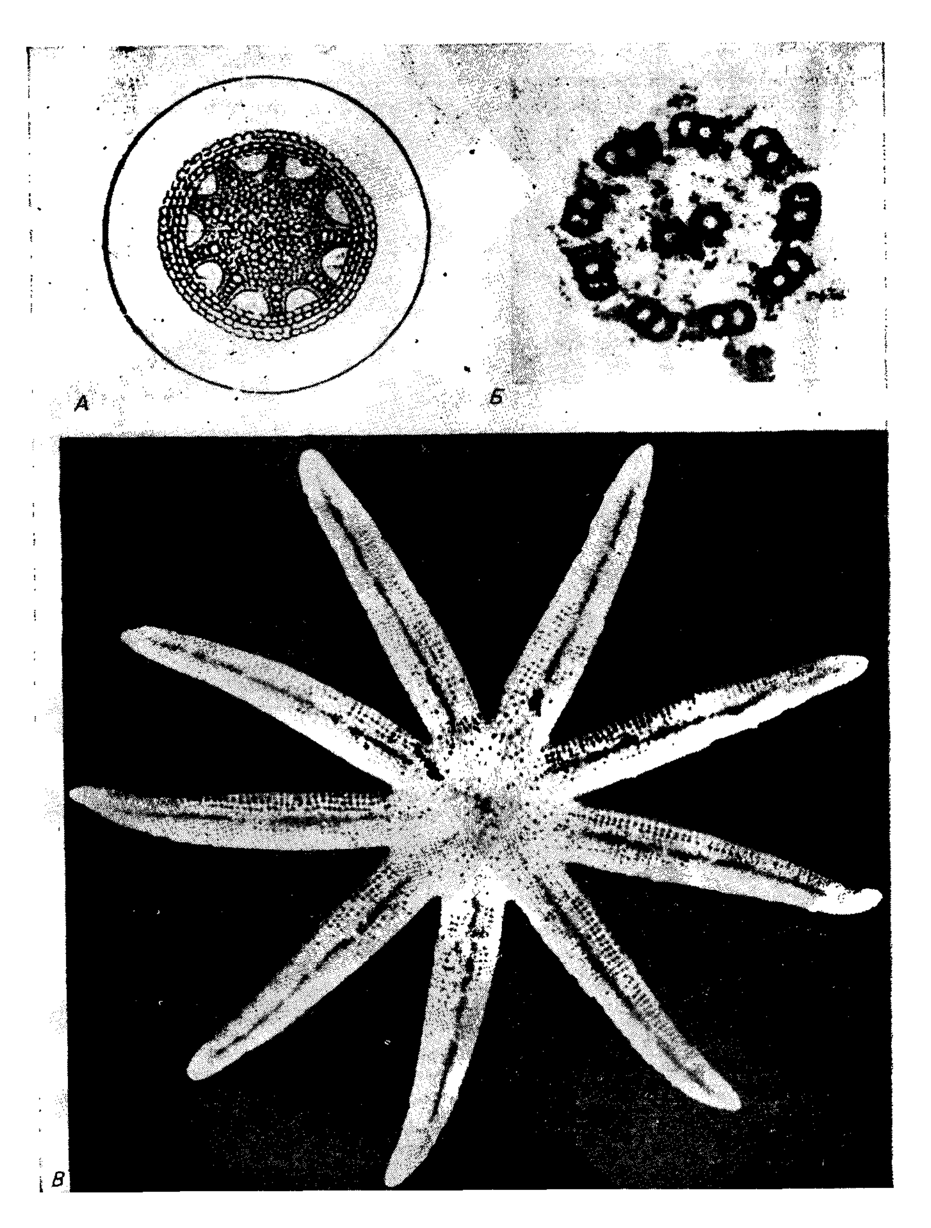


Рис. 12.8. Симметрия 9-го порядка. *А*. Растение: корень тыквы (сем. Cucurbitaceae) (Tieghem, Costantin, 1918). *Б*. Позвоночное: поперечный срез аксонемы жгутика (электронно-микроскопическая фотография); пару центральных одиночных микротрубочек окружают девять пар микротрубочек. Эта схема характерна для большинства жгутиков и ресничек эукариот (Stryer, 1981). *В*. Беспозвоночное: девятилучевая морская звезда (Stevens, 1981). Иллюстрация составлена автором.

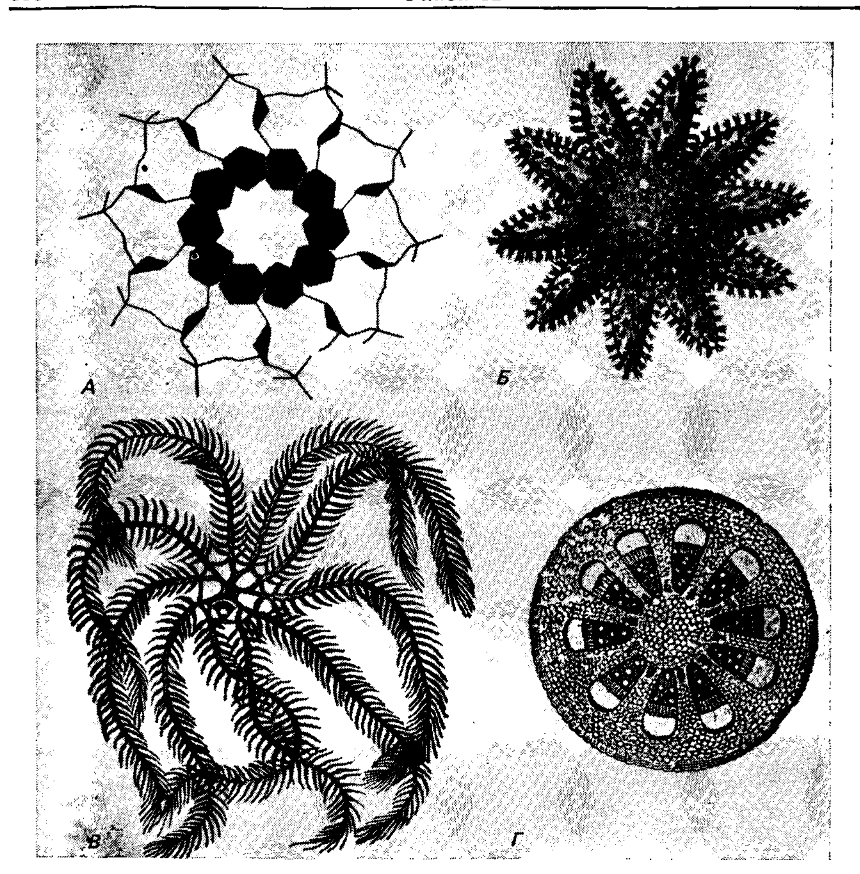


Рис. 12.9. Симметрия 10-го порядка. *А*. Молекула: схема строения одной из цепей двойной спирали ДНК; вид вдоль оси спирали. Внутри расположены основания (в данном случае пиримидины), по периферии — сахаро-фосфатный остов (Stryer, 1981). *Б*. Беспозвоночное: морская звезда *Solaster papposus* (Perrier, 1936). *В*. Беспозвоночное: *Antedon mediterranea*, вид со стороны ротового отверстия (Perrier, 1936). *Г*. Растение: поперечный срез бокового корня тыквы (Tieghem, Costantin, 1918). Иллюстрация составлена автором.

за, продукт которого осуществляет формообразование в одном из нескольких альтернативных направлений. Результирующая форма, таким образом, воспроизводится в каждом поколении и становится отличительным признаком того, что именуется видом. Выбирая тип симметрии, ген способен вызвать переход из одного семейства в другое путем одноактного переключения благодаря тому, что альтернативные формы существовали и раньше, до возникновения гена. Комбинирующиеся новые черты, ведущие к образованию нового вида семейства, присутст-

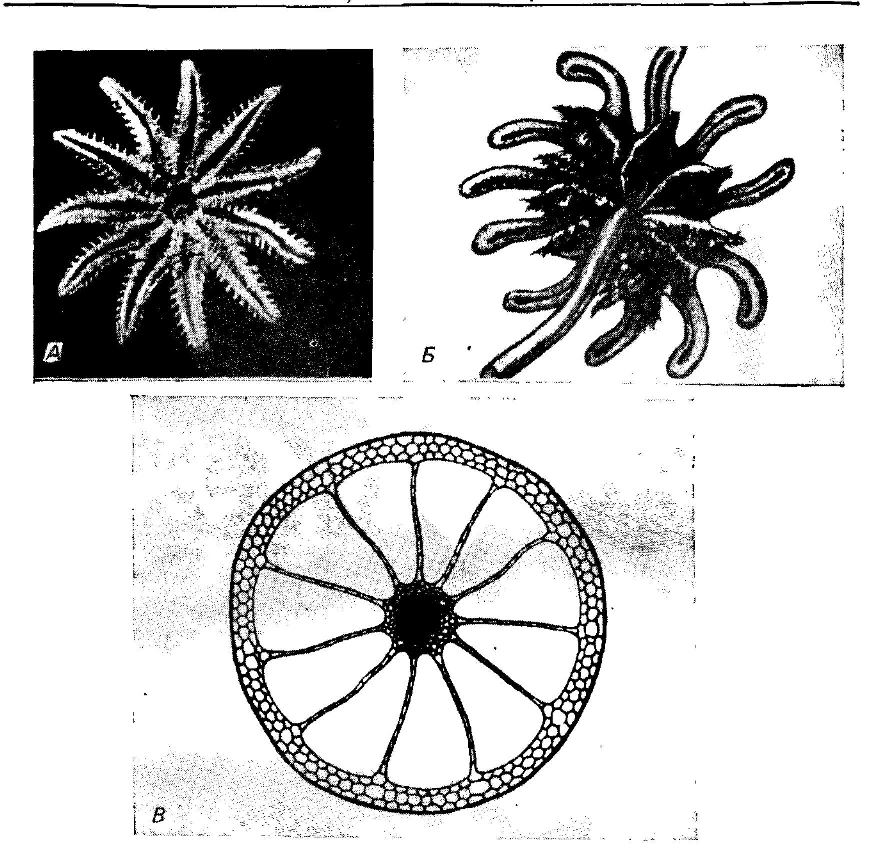


Рис. 12.10. Симметрия 11-го порядка. *А*. Беспозвоночное: морская звезда *Asterias rubens*, вид с брюшной стороны (Cabrera, 1936a). *Б*. Растение: репродуктивный орган *Marchantia polymorpha*, вид снизу (Tieghem, Costantin, 1918). *В*. Растение: поперечный срез стебля *Elatine* sp. (сем. Elatinaceae) (Tieghem, Costantin, 1918). Иллюстрация составлена автором.

вовали в каналах развития, установившихся на уровне минералов; ген пассивно подчиняется направлениям этого развития и обеспечивает лишь вторичную регуляцию.

Выбор направления при асимметрии у беспозвоночных

Раковина пресноводной улитки *Limnaea* обычно имеет форму правой спирали, но у некоторых разновидностей спираль левая. Направление спирали определяется на самых ранних стадиях эмбриогенеза и различимо уже при втором дроблении. Необычность наследования этого признака заключается в том,

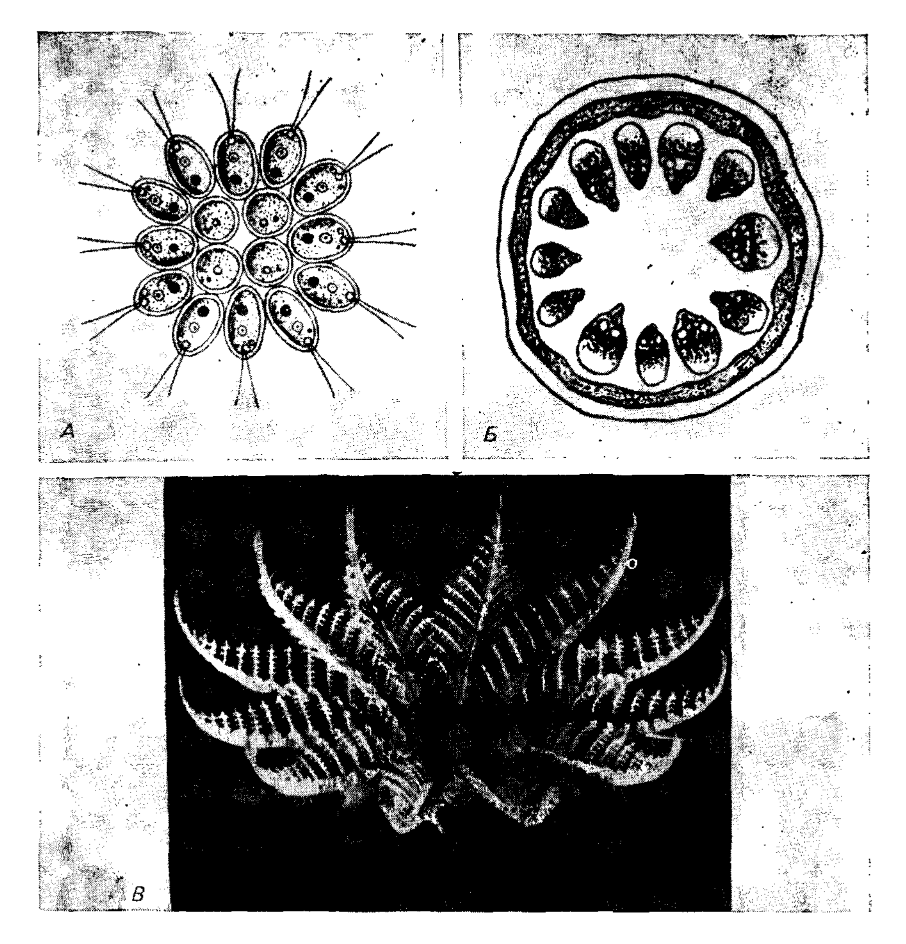


Рис. 12.11. Симметрия 12-го порядка. *А*. Простейшее: *Gonium pectorale*, вид сверху (Tieghem, Costantin, 1918). *Б*. Растение: *Aristolochia sipho* (сем. Aristolochiaceae), поперечный срез ветви (Strasburger, 1943). *В*. Растение: реконструкция цветка ископаемого растения *Cycaedoidea ingens* (Cabrera, 1936b). Иллюстрация составлена автором.

что он становится выраженным только во втором поколении. Так происходит по той причине, что направление закручивания определяется генами не самого индивидуума, а материнскими генами, т. е. генами ооцита, от которого особь произошла (Sturtevant, Beadle, 1940). Гены воздействуют на цитоплазму яйца в яичнике, определяя направление клеточного деления, а тем самым и типа асимметрии будущего организма (рис. 12.14). Лево- и правосторонними могут быть не только моле-

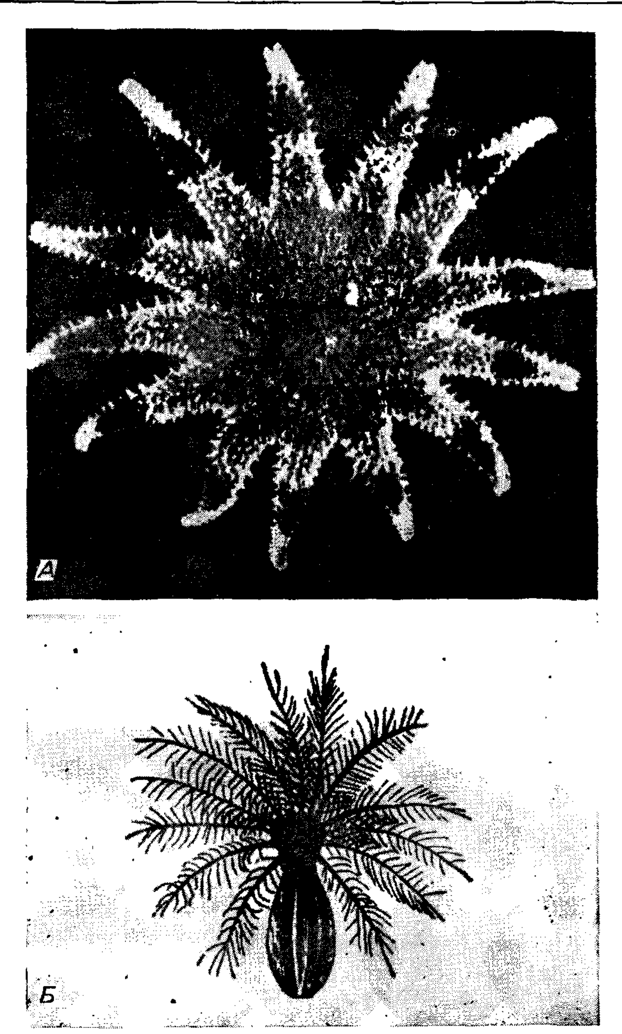


Рис. 12.12. Симметрия 13-го порядка. *А*. Беспозвоночное: морская звезда *Solaster papposus*, вид сверху (Cabrera, 1936а). *Б*. Растение: плод *Valeriana officinalis* (сем. Valerianaceae) с летучкой (Denffer et al., 1971). Иллюстрация составлена автором.

кулы, но даже элементарные частицы: есть левовращающие аминокислоты и нейтрино с левым вращением.

Таким образом, вопреки общепринятому мнению ген не порождает асимметрии, а только закрепляет выбор одного из вариантов, заложенных в структуре цитоплазмы.

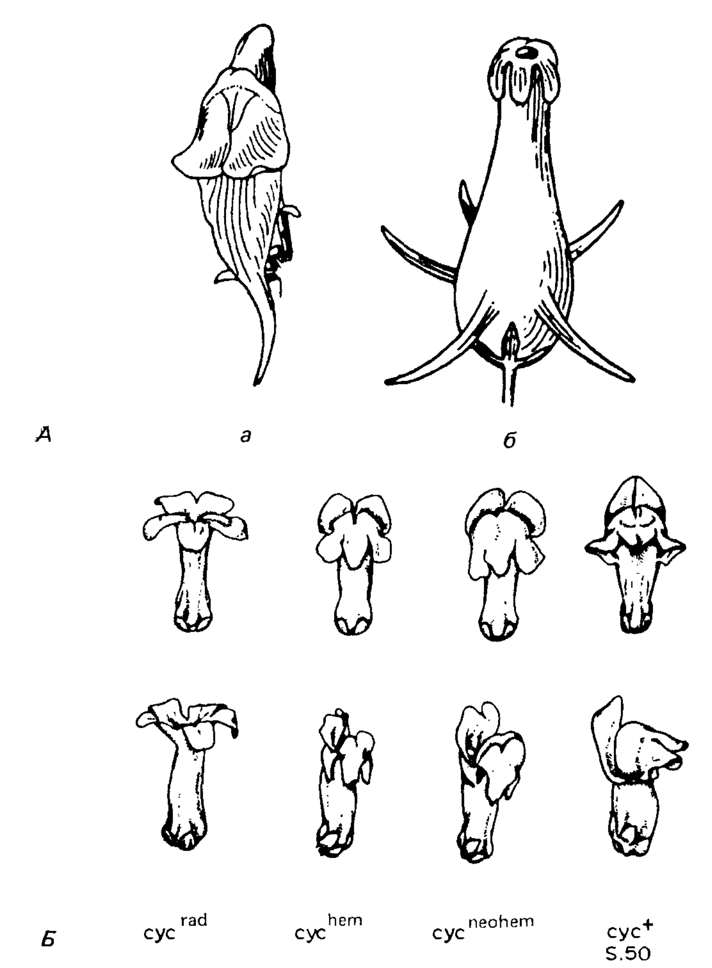


Рис. 12.13. Изменение симметрии у растений. *А*. *а* — нормальный одношпорцевый цветок *Linaria vulgaris* с двусторонней симметрией; *б* — пятишпорцевая форма Peloria с радиальной симметрией (Gustafsson, 1979, по Von Goethe). *Б*. Морфологические изменения цветка *Antirrhinum majus* (cyc^{rad} — крайняя форма с радиальной симметрией, cyc^{hem} и cyc^{neohem} — переходные формы, cyc^{+} — нормальная форма с двусторонней симметрией) (Gustafsson, 1979, по Stubbe, 1966).

Изменения симметрии происходят и у позвоночных

Изменения симметрии наблюдаются не только у растений и улиток, но также у насекомых и у позвоночных. Нередко встречаются насекомые, у которых сочетаются признаки самца и самки — так называемые гинандроморфы. Так, у *Pseudomet-*

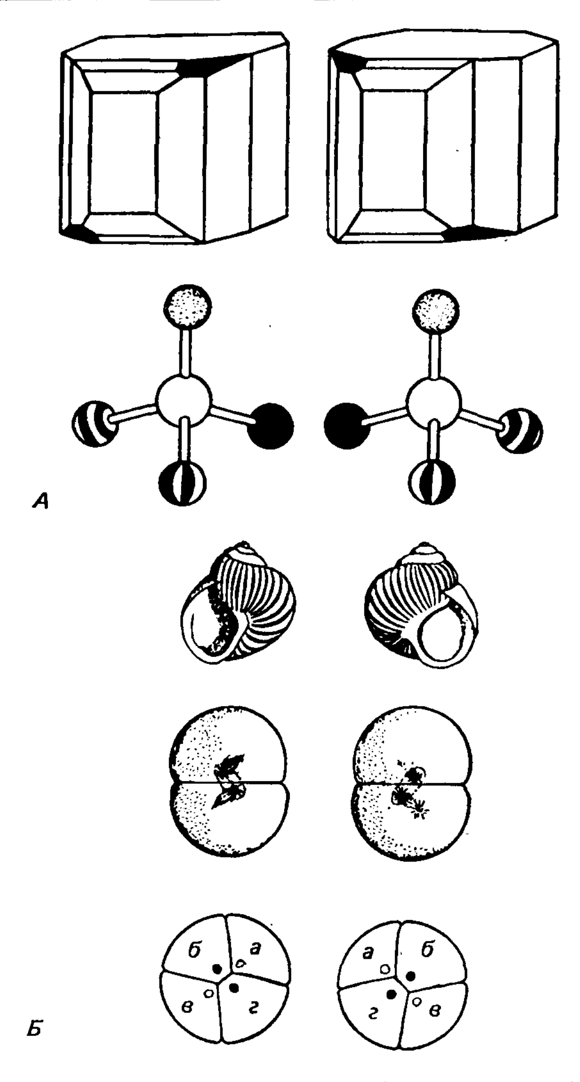


Рис. 12.14. Изменения симметрии у молекул и беспозвоночных. *А.* Зеркально-симметричные формы химических соединений. *Вверху*: лево- и правозакрученные модификации кристаллов натрийаммониевой соли винной кислоты (Perkin, Kipping, 1932). *Внизу*: лево- и правозакрученные формы молекулы молочной кислоты. Центральный светлый шарик — атом углерода, остальные шарики — атомы H, OH, COOH (Bonner, 1952). *Б. Вверху*: лево- и правозакрученные раковины улитки *Limnaea*. *В середине*: оси веретена обеих клеток на двуклеточной стадии расположены под углом и отклонены в противоположных направлениях у левой и правой раковин. *Внизу*: соответственно и поперечные борозды дробления, и порядок расположения клеток у левой и правой форм также противоположны (Bonner, 1952, по Morgan).

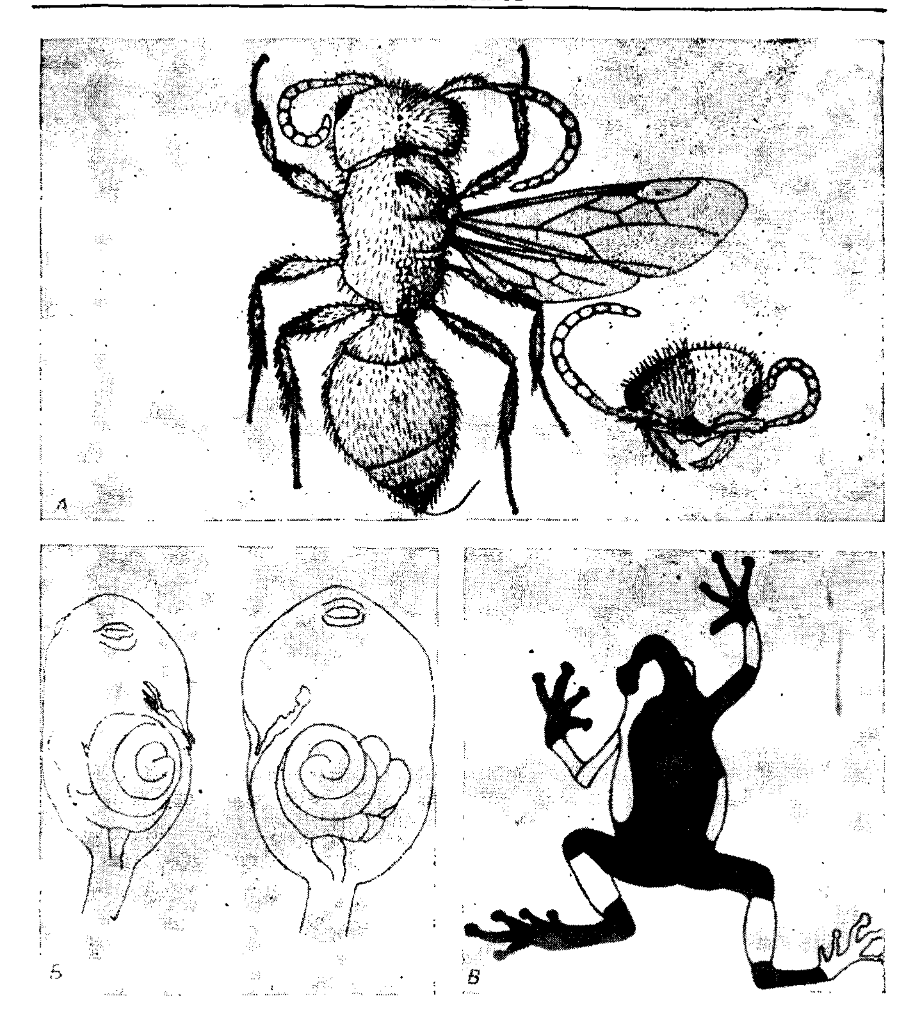


Рис. 12.15. Изменения симметрии у беспозвоночных и у позвоночных. *А*. Гинандроморфное насекомое *Pseudomethoca canadensis*. Правая половина — крылатый самец, левая — бескрылая самка (Bonner, 1952, по Wheeler). *Б*. Опыт с перевертыванием кишки у головастика *Bombinator*: *а* — нормальный эмбрион; вид с брюшной стороны; *б* — эмбрион, выросший после повертывания в нейруле участка дорсальной поверхности и крыши первичной кишки на 180°. В результате у зародыша оказываются перевернутыми кишка и положение дыхательного отверстия (Neville, 1976). *В*. Асимметричная пятнистость у лягушки *Dendrobates tinctorius* (Neville, 1976).

hoca canadensis тело как бы разделено на две половины, причем каждая из них имеет признаки одного из полов; организм стал асимметричным. Усиление асимметрии может наблюдаться и у земноводных. У лягушек можно экспериментальным путем вырастить экземпляры с лево- или правосторонним кишечником; некоторые их виды отличаются асимметричным рисунком распределения кожного пигмента (рис. 12.15).

Типы радиальной симметрии; спиральные и винтовые фигуры встречаются у животных и растений, среди минералов и на молекулярном уровне

Радиальная симметрия широко распространена у растений и животных; ею обладают простейшее *Clathrulina*, гриб *Aspergillus*, сперматозоид рака. Такую же конфигурацию имеют кристаллы водного мышьяковокислого кальция, конкреции сульфата стронция и других минералов (рис. 12.16, 12.17).

Обилие спиральных форм в растительном и животном царствах всегда поражало натуралистов. Эти формы проявляются уже в скоплениях молекул вещества, из которого образовались галактики, а также явно просматриваются в колонии *Bryozoa*, в раскрывающемся листе *Drosophilum*; спиральную форму имеет и хорошо известная раковина *Nautilus* (рис. 12.18). Иногда бывает видно множество взаимопересекающихся спиралей; таковы сложные рисунки структуры цветка подсолнечника и шишки сосны; их строение было проанализировано математически (рис. 12.19).

Винтовые спиральные линии, которые иногда путают с плоскими спиралями, представляют собой близкую им категорию геометрических фигур. Типичной макромолекулой, образующей двойную винтовую спираль, является ДНК; такую же, но еще более простую геометрию имеет полипептидная α-спираль, например α-спираль кератина. Форму винтовой спирали имеют рога *Ilingoceros* — быка эпохи миоцена, раковина моллюска *Vermicularia*, хлоропласты водоросли *Spirogyra* (рис. 12.20). Эта форма встречается на трех уровнях организации вещества, и на каждом из них она связана с наличием одной и той же молекулы. 1. Молекула кератина представляет собой винтовую спираль в чистом виде — α-спираль. 2. Винтообразные раковины беспозвоночных содержат кератиноподобные белки (Russell-Hunter, 1979). 3. Рога позвоночных состоят в основном из кератина (Macdonald, 1984). Это не означает, что винтовая конфигурация не присуща другим молекулам и белкам. Просто в данном случае изоморфизм можно связать с присутствием одной определенной молекулы.

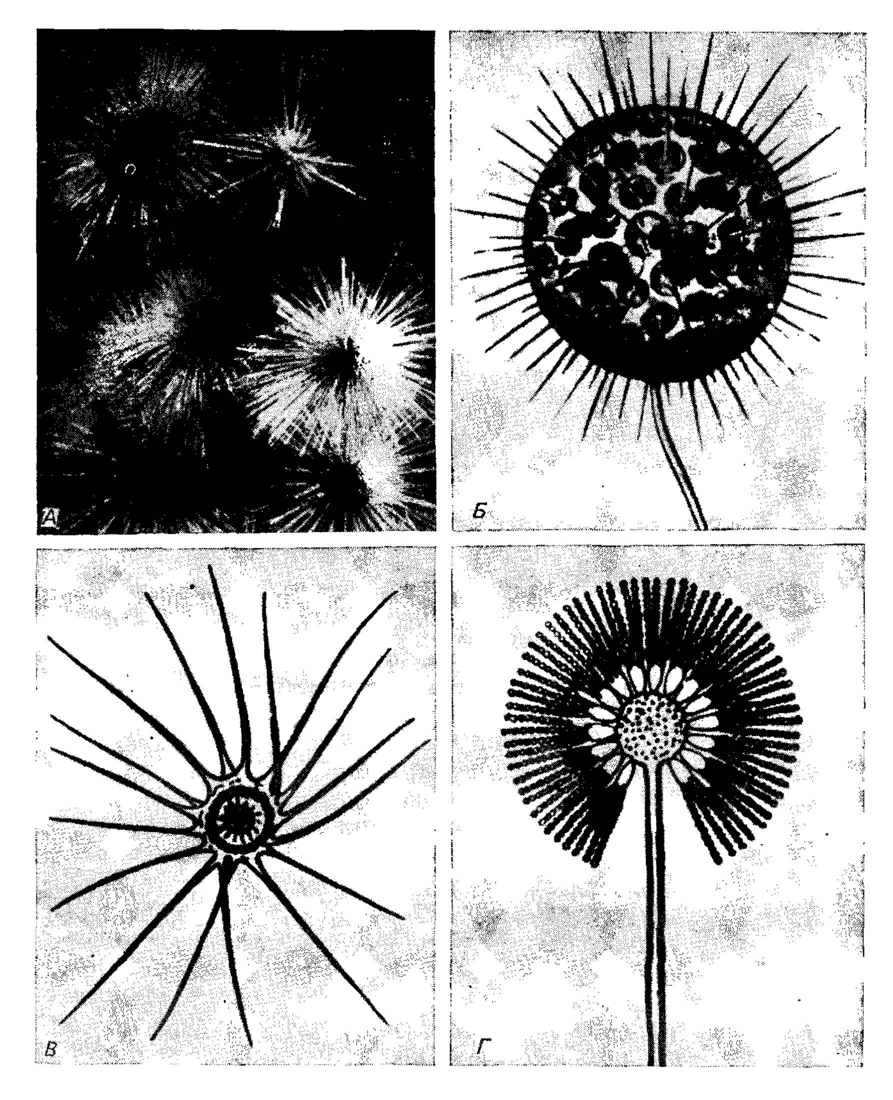


Рис. 12.16. Радиальная симметрия. *А*. Минерал: кристаллы водного мышьяковокислого кальция — фармаколита (Medenbach, Sussiecke-Fornefeld, 1983). *Б*. Простейшее: солнечник *Clathrulina elegans* (Cabrera, 1936a). *В*. Растение: конидиеносец гриба *Aspergillus niger* (Hertwig, 1928). *Г*. Беспозвоночное: спермий рака (Guilliermond, Mangenot, 1941). Иллюстрация составлена автором.

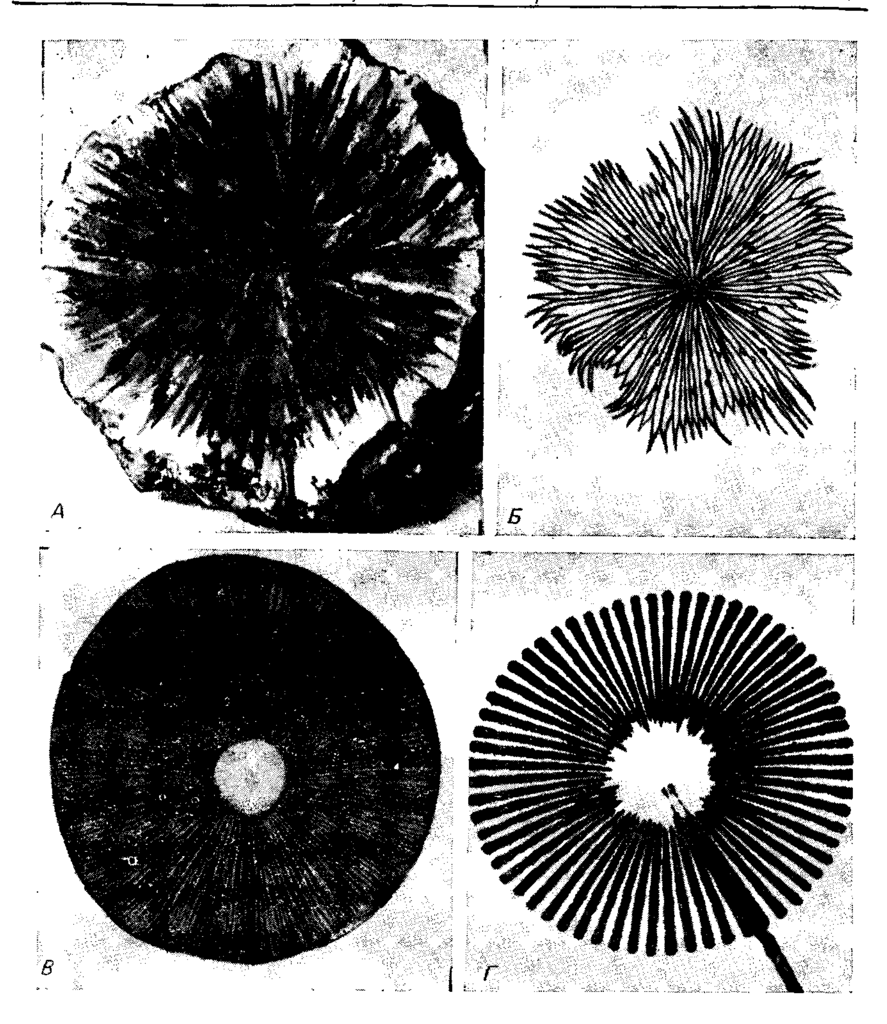


Рис. 12.17. Радиальная симметрия. *А*. Минерал: конкреция целестина — сульфата стронция (Cabrera, 1937). *Б*. Растение: чешуйки листа *Shepherdia canadensis* (сем. Elaeagnaceae), вид снизу (Strasburger, 1924). *В*. Растение: пластинки гриба *Lactarius subdulcis* (Cabrera, 1936b). *Г*. Растение: водоросль *Acetabularia mediterranea* (Margulis, Schwartz, 1982). Иллюстрация составлена автором.

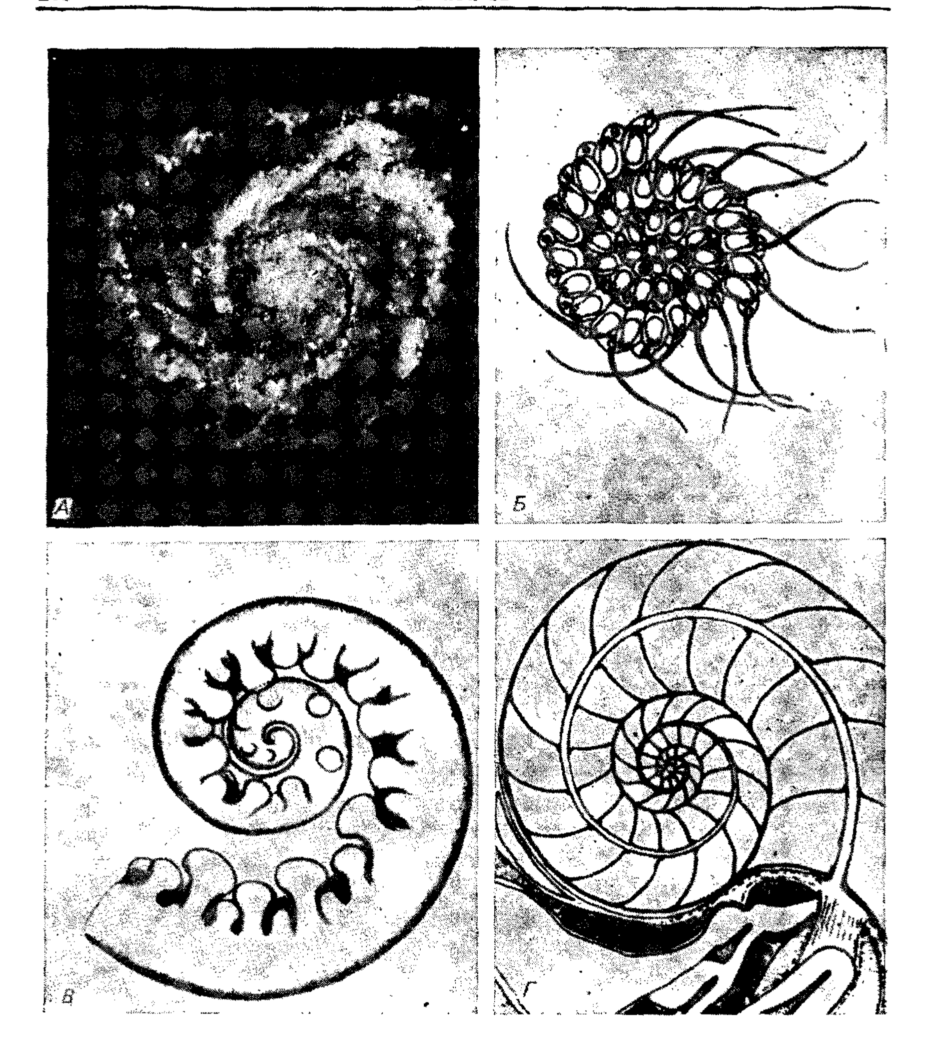


Рис. 12.18. Спиральные формы. *А*. Физический объект: галактика *M* 51 в созвездии Canes Venatici, имеющая типичную спиральную форму (Bürgel, 1943). Б. Беспозвоночное: часть колонии *Heliodoma* (Bryozoa); видны вибракулярии (Barnes, 1980). *В*. Растение: развертывающийся лист *Drosophyllum lusitanicum* (сем. Droseraceae) (Goebel, 1933). *Г*. Беспозвоночное: сагиттальный разрез головоногого *Nautilus* с раковиной (Barnes, 1980). Иллюстрация составлена автором.

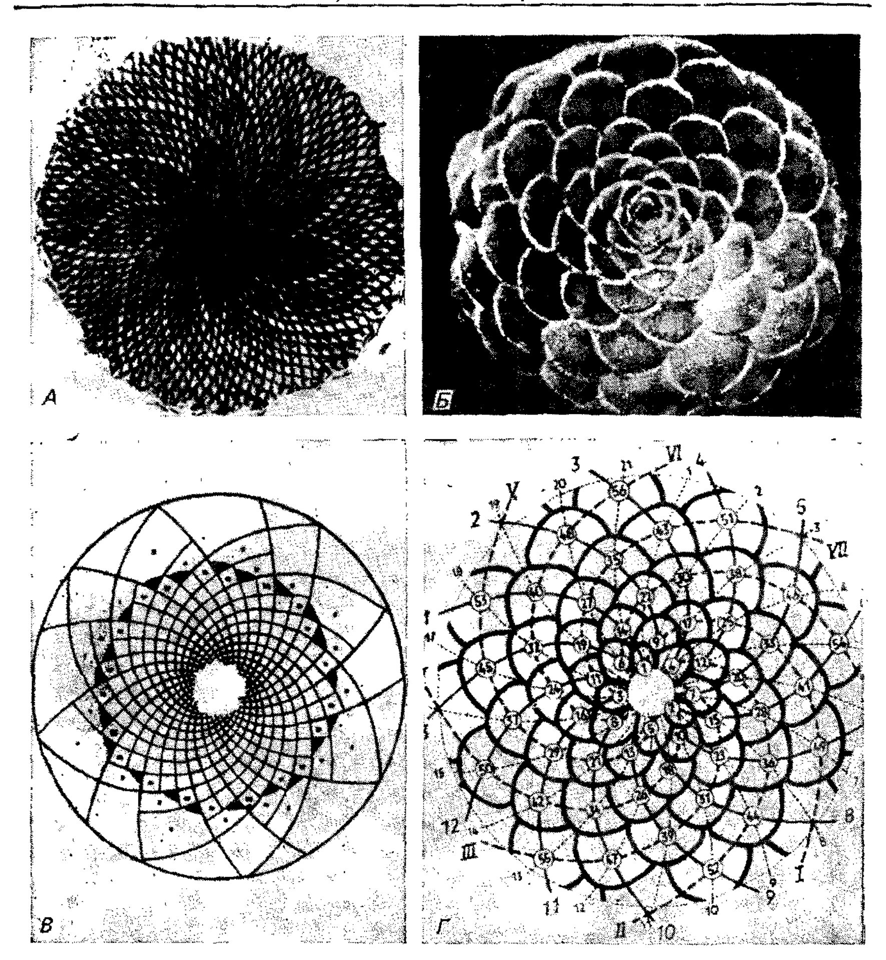


Рис. 12.19. Спиральные структуры. *А*. Растение: схема образования семян у подсолнечника *Helianthus annuus* (сем. Compositae) (Denffer et al., 1971). *Б*. Растение: молодило *Sempervivum* (сем. Crassulaceae) (Wheeler, 1940). *В*. Растение: схематическое представление филлотаксиса у цветка подсолнечника; видны пересекающиеся спирали (Leppik, 1977). *Г*. Растение: схематическое изображение шишки сосны, вид снизу; расположение чешуек шишки определяется расхождением направляющих спиралей (чешуйки пронумерованы от 1 до 56) (Denffer et al., 1971).

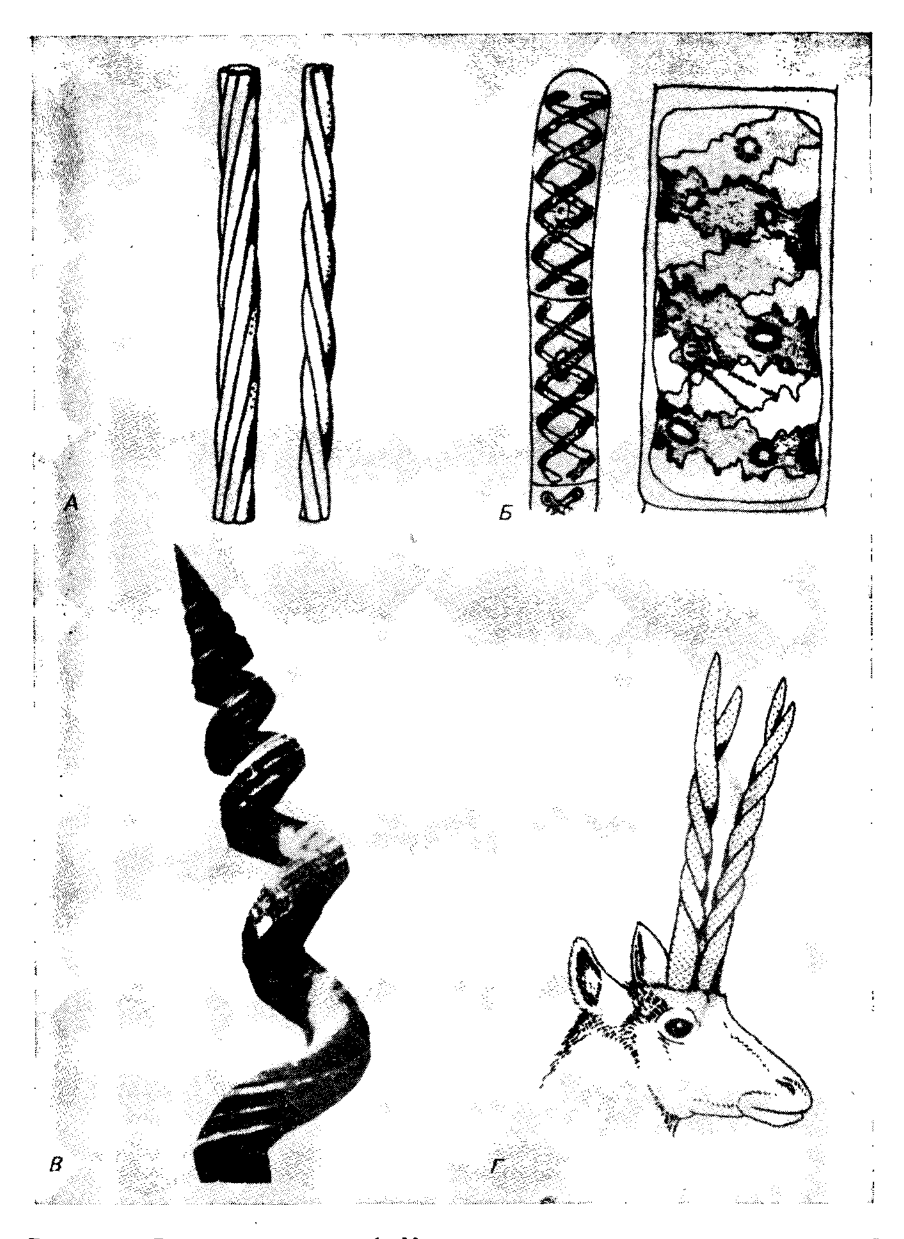


Рис. 12.20. Винтовые спирали. *А*. Молекула: сложная организация α-спиралей кератина, уложенных в семицепочечные и двухцепочечные «кабели» (Pauling, Corey, 1953). *Б*. Растение: клетки водоросли *Spirogyra* со спиральными хлоропластами (Guilliermond, Mangenot, 1941). *В*. Беспозвоночное: раковина морской улитки *Vermicularia spirata* (Stix et al., 1978). *Г*. Позвоночное: рога североамериканского ископаемого эпохи миоцена — *Ilingoceros* (Elsevier). Иллюстрация составлена автором.

Часть III

Самосборка есть зримое следствие автоэволюции

Глава 13

Самосборка элементарных частиц, атомов, молекул и органелл

Явление самосборки распространяется на все уровни организации — от первозданной материи до человеческих сообществ

Термин «самосборка» был предложен биохимиками для описания способности макромолекул к спонтанной ассоциацин. Сначала было установлено, что информация, заложенная в аминокислотной последовательности полипептидной цепи, может преобразовываться в стереохимическую информацию о третичной структуре; преобразование происходит путем свертывания цепи с образованием глобулярной биологически активной конформации. Это превращение обусловлено физико-химическими свойствами самнх молекул. Вскоре выяснилось, что способность к самосборке присуща и другим макромолекулам и целым клеточным органеллам.

Физики давно знают о спонтанной, внутренне присущей элементарным частицам способности соединяться и образовывать другие частицы и атомы, но они не употребляли термин «самосборка», так как объединение протонов, нейтронов и электронов в атомы представлялось им естественным процессом. То же самое справедливо и в отношении организмов и сообществ. Спонтанную ассоциацию клеток и формирование организма вначале описывали как «клеточную агрегацию», потому что во времена зарождения клеточной теории молекулярная самосборка и химнческая межклеточная коммуникация были неизвестны. Впрочем, и теперь неохотно соглашаются с тем доказанным фактом, что животные «сами» собираются в сообщества при помощи химических и физических информационных сигналов. Нам не очень импонирует мысль, что и нашим общественным поведением управляют химические сигналы. Так или иначе становится ясно, что явление самосборки имеет одни и те же основные признаки на всех уровнях, от элементарных частиц до человеческих сообществ.

Самосборка с ее основными признаками — спонтанностью и внутренне присущим ей механизмом — является наглядным следствием автоэволюции.

Самосборка элементарных частиц и атомов

Самосборка проявляется уже на уровне элементарных частиц, образующих другие частицы и атомы. Из пар кварков и антикварков получаются мезоны; происходит самосборка протонов, нейтронов и электронов с образованием атомов. Способность атомов к самосборке проявляется, в частности, при формировании кристаллов при помощи связей четырех основных типов: ионных, ковалентных, металлических и межмолекулярных.

Самосборка детерминирована и происходит самопроизвольно

Аминокислотная цепь — это еще не биологически активный белок; аналогично и полинуклеотидная цепь — это еще не активная хромосома. Образование из линейной аминокислотной последовательности трехмерной структуры — активного белка происходит благодаря заложенной в самой полипептидной цепи потенциальной способности к самосборке. Согласно Ленинджеру (Lehninger, 1975), «это есть предопределенный и автоматический результат стремления окружающих молекул воды к состоянию с максимальной энтропией и стремления полипептидной цепи к состоянию с минимальной свободной энергией». Он добавляет также, что это изменение конформации не зависит от какого-либо внешнего воздействия.

Итак, самосборка детерминирована и самопроизвольна; ее причины заложены в физико-химических свойствах макромолекул и клеточной воды.

Самосборка молекул

Из числа крупных молекул наиболее подробно изучена самосборка белков, в особенности ферментов. Фермент аспартат-транскарбамоилаза из *Escherichia coli* состоит из шести каталитических и шести регуляторных полипептидных цепей. Для изучения процесса самосборки осуществляют диссоциацию молекулы на эти двенадцать цепей. Реконструкция фермента из них происходит в течение нескольких секунд с высоким выходом (Bothwell, Schachman, 1974).

Широко распространен у эукариот белок актин. Его идентифицировали или же выделили из клеток простейших, дрожжей, плесневых грибов, растений, животных, включая и человека. Первичная структура актина в эволюционном смысле высококонсервативна. Он ассоциируется в нити, входящие в состав мышечных волокон. Его самосборка происходит в присутствии Mg^{2+} и ATP при физиологических значениях ионной

силы. В этих условиях глобулярные мономеры актина образуют характерные спиральные нити фибриллярного полимерного актина. Сборка, инициируемая в специфичных центрах, дает упорядоченные структуры, определенным образом расположенные в клетке.

К самосборке способен и обладающий ферментативной активностью миозин — основной белок сократительной системы мышц. В соответствующих условиях молекулы миозина спонтанно ассоциируются в упорядоченные нитевидные структуры (Sheterline, 1983).

Самосборка вирусов, рибосом и хромосом

Когда Френкель-Конрат указал на возможность самосборки вирусных частиц из их компонентов — нуклеиновых кислот и белков,— никто в это не поверил: слишком сложной представлялась структура вирусов. Однако вскоре удалось осуществить самосборку вируса табачной мозаики с мол. массой $40 \cdot 10^6$ и размерами 160×3000 Å. Сборка начиналась сразу после смешивания выделенных РНК и белка при соответствующем pH, и образующиеся вирусные частицы были полностью инфекционны и неотличимы от исходного вируса (Fraenkel-Conrat, 1962). Самосборка в растворе шла спонтанно, никаких дополнительных молекулярных компонентов не требовалось. Такие же результаты были получены в опытах по самосборке других вирусов, например бактериофагов (Mindich et al., 1982).

Путем самосборки были реконструированы и нуклеосомы, основные составляющие хромосом эукариот. Эти сферические частицы можно получить in vitro из их компонентов — очищенной ДНК и выделенных четырех гистонов, причем независимо от клеточного происхождения ДНК и гистонов (Oudet et al., 1975). Указывалось, что «стереохимическая информация о пространственном расположении, необходимая для взаимодействий гистон — гистон и гистон — ДНК, содержится в самих гистонах и ДНК» (Laskey et al., 1978). Следовательно, этот очень важный компонент эукариотической хромосомы несет физико-химическую информацию, детерминирующую ее самосборку. Это свидетельствует об автоканализации, заложенной в структуре хромосомы.

Из всех клеточных органелл наиболее детально изучена самосборка рибосом. 70S-рибосомы *E. coli* состоят из двух субчастиц: 30S и 50S (рис. 13.1). Субчастица 30S содержит одну молекулу 16S-РНК и 21 вид различных белков, а субчастица 50S — 5S- и 23S-РНК, связанные с 34 разными белками. Выделены РНК всех трех видов и очищено большинство белков.

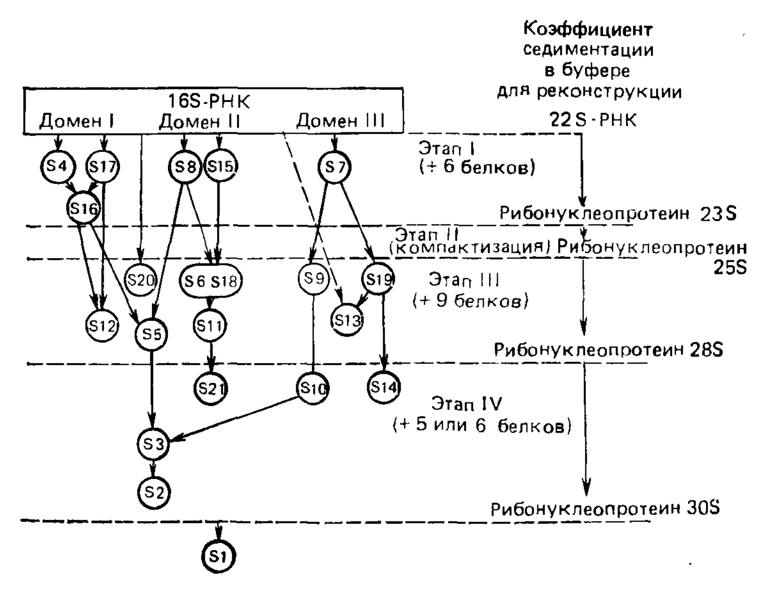


Рис. 13.1. Самосборка рибосом: схема реакций сборки рибосомной субчастицы 30S из 21 вида белков и рибосомной 16S-РНК (по данным Номуры и его сотрудников) (Held et al., 1974; Nierhaus, 1979; по Спирину А. С., 1986).

Из смеси очищенных молекулярных компонентов можно осуществить самосборку функционально активных рибосом бактерий. Вся информация об этом процессе содержится в структуре молекул компонентов. Показано, что сборка белков идет в определенном порядке; добавление какого-либо одного белка ускоряет включение следующего, т. е. имеет место молекулярный каскадный эффект (Nomura, 1977; Röhl, Nierhaus, 1982).

Клеточное ядро не имеет явного предшественника; внезапное появление ядра в ходе эволюции и его самосборка при каждом клеточном делении

Откуда возникло ядро? Никто этого не знает. У ядра нет эволюционной истории, а если и есть, то весьма примитивная. Поэтому не выдвинуто каких-либо оригинальных гипотез об его происхождении, подобно существующим для других органелл эукариот — митохондрий или хлоропластов. Те и другие предположительно произошли от симбиотических бактерий: об этом свидетельствуют молекулярно-биологические данные (Schwartz, Dayhoff, 1978; Dickerson, 1980). Оболочка ядра большинства эукариотических клеток при каждом клеточном делении разрывается и распадается. Электронно-микроскопиче-

ский анализ показывает, что ядерная оболочка представляет собой двойную мембрану, являющуюся как бы продолжением эндоплазматического ретикулума. В распаде и сборке этой оболочки, видимо, участвуют полипептиды ее внутренней ламинарной мембраны; возможно, играет роль фосфорилирование белков внутренней мембраны. Фрагменты оболочки ядра во время прометафазы остаются рассеянными в цитоплазме, а в телофазе снова собираются вокруг хромосом при помощи больших разрастаний эндоплазматического ретикулума (Alberts et al., 1983; De Duve, 1984).

У примитивных эукариот ядерная оболочка во время митоза не распадается (Lima-de-Faria, 1983). Непременная диссоциация клеточного ядра — эволюционно более позднее явление. В приобретаемой ядром способности к диссоциации и к обратной сборке, быть может, кроется прямое указание на процесс его первоначального формирования. Ядро возникает одноактно путем самосборки части эндоплазматического ретикулума в сферическую структуру. Вот почему у него нет явных предшественников. С точки зрения эволюции органелл и клетки это быстрое образование путем самосборки имеет большое значение. Оно показывает, что на уровне клеточной организации многоступенчатые процессы не обязательны — могут происходить и скачкообразные события. Соответственно и управляют ими только такие простые химические реакции, как фосфорилирование, участвующее в самосборке внутренней ядерной мембраны.

Глава 14

Самосборка клеток, органов и организмов

Физико-химические процессы, ведущие к образованию протоклетки. Автосинтез полипептидных цепей и упорядоченные реакции

Гипотеза Эйгена (Eigen, 1971a, b) о том, что возникновение клетки было статистическим процессом и что «эволюция должна начинаться со случайных событий», отражает неодарвинистский подход к вопросу о происхождении жизни. Миллер и Орджел (Miller, Orgel, 1974) также считали, что на ранних стадиях эволюции молекул в ней участвовали только статистические полимеры и что упорядоченный генетический код возник из этого первозданного хаоса. Как мы уже указывали, очевидно, что порядок не может спонтанно возникнуть из хаоса. Он может порождаться только предшествующими формами упорядоченности, какими бы примитивными те ни были.

Рассуждениям Эйгена и Миллера противоречат данные недавних опытов Фокса (Fox, 1984). Они показывают, что уже при образовании протоклетки преобладала упорядоченность. Оказалось, что аминокислоты способны самопроизвольно соединяться в полипептидные цепи с определенной последовательностью — открытие, имеющее решающее значение для понимания механизма возникновения упорядоченных реакций; оно показывает, что эволюции свойственно самоограничение (табл. 14.1). Согласно Фоксу, для функционирующей протеиноидной протоклетки не требуется ни нуклеиновых кислот, ни фосфолипидов. Протеиноиды, богатые осно́вными аминокислотами, способны в отсутствие ферментов катализировать синтез пептидов, используя энергию АТР и пирофосфата (Baltscheffsky, 1981); они катализируют также синтез полинуклеотидов. Полипептиды с мол. массой 10 000 и выше можно получить при помощи термической полимеризации аминокислот (Fox, Harada, 1960; Melius, Sheng, 1975). Другая неодарвинистская точка зрения (Eigen et al., 1981; Crick, 1981) заключается в том, что возникновение клетки было редким событием, и этот процесс протекал с большим трудом. Такая сложная структура, как клетка, могла будто бы появиться только после длительной многоступенчатой эволюции. Этому опять же противоречат опыты Фокса (Fox, 1984). Протеиноидные микросферы образуются в астрономических количествах с удивительной

Таблица 14.1. Популярная и «протеиноидная» парадигмы (Fox, 1984)

Популярная парадигма, опирающаяся на данные о современных клетках	*«Протеиноидная» парадигма*, основывающаяся на экспериментах
Матрица из случайных сочетаний	Упорядоченная матрица
Неупорядоченная полимеризация аминокислот	Упорядоченная полимеризация аминокислот
Порядок из хаоса	Хаос из порядка
Случайная изменчивость (под внешними воздействиями)	Онтогенетическая изменчивость (эндогенная)
Долгая пребиотическая эволюция	Непродолжительная пребиотическая эволюция (<12 ч)
Сложные процессы возникновения жизни	Простые процессы возникновения жизни
Сначала репликация на молекулярном уровне	Сначала репликация на клеточном уровне
Неферментативная репликация ДНК	Ферментативная репликация ДНК
Возникновение клеток после появления механизма наследственности (сначала ДНК)	Возникновение механизма наследственности в клетках (сначала белок)

легкостью и сразу обнаруживают многие неожиданные свойства. Упорядоченные реакции были продемонстрированы и в опытах с тирозинсодержащими трипептидами (табл. 14.2) (Melius, Sheng, 1975).

Данные этих работ указывают, что пути возникновения клеток полностью отличались от предлагаемых неодарвинистами: 1) самопроизвольное образование полипептидных последовательностей может происходить без участия нуклеиновых кислот; 2) процесс этот упорядочен; 3) образование протеиноидных микросфер идет легко и с большим выходом (рис. 14.1).

Генетический код возникает не из хаоса

Фокс и др. (Fox et al., 1974) обнаружили, что богатые лизином протеиноиды катализируют оба основных типа биосинтетических реакций: синтез пептидов и синтез полинуклеотидов. По мнению авторов, эти опыты показывают, на какой основе мог возникнуть генетический код. Протоклетки, состоящие из оснóвных и кислых протеиноидов, обладают каталитической активностью; термические пептиды, богатые оснóвными аминокислотами, катализируют некоторые реакции синтеза (Syren et al., 1985).

В самосборке многоклеточных образований участвуют межклеточные носители информации

Клетки также способны к спонтанной сборке, т. е. имеют структурные и молекулярные приспособления, позволяющие им узнавать друг друга и ассоциироваться специфичным обра-

Таблица 14.2. Тирозинсодержащие трипептиды, которые должны были бы образоваться исходя из гипотезы о неупорядоченной полимеризации, а также трипептиды, полученные экспериментально (Fox,1984)[1]

Неупорядоченная полимеризация		Упорядоченная полимеризация
αUαUY	YαUU	
αUvUY	YγUU	
γUαUY	YαUG	
γUγUY	UYγUG	
αUGY	YαUY	
γUGY	YγUY	
αUYU	PαUY	
γUYU	PγUY	
αUYG	PGY	PGY
γUYG	PYU	
αUYY	PYG	PYG
γUYY	PYY	
GαUY	YGU	
GγUY	YGG	
GGY	YGY	
GYU	YYU	
GYG	YYG	
GYY	YYY	

[1]) После термической сополимеризации глутаминовой кислоты, глицина и тирозина преобладает одна фракция — эквимолярный комплекс пироглутамилглицилтирозина и пироглутамилтирозилглицина. Обозначения: U — глутаминовая кислота, Y — тирозин, G — глицин, P — N-пироглутамил.

зом. Процесс самосборки клеток, как и молекул, в принципе исключает хаотичность при соответствующих взаимодействиях. В результате возникают отнюдь не хаотичные, а строго упорядоченные и отлаженные механизмы формирования органов у растений и животных. Межклеточная самосборка включает следующие процессы: 1) межклеточную коммуникацию; 2) взаимное узнавание клеток; 3) клеточную адгезию.

Межклеточная коммуникация. У некоторых видов амеб существуют две фазы: 1) фаза отдельных самостоятельных клеток; 2) фаза, в которой они агрегируют, образуя слизистую массу наподобие многоклеточного организма. Эта вторая фаза связана с недостатком пищи — бактерий, которыми они питаются. В этих условиях амебы секретируют некое вещество, называемое акразином, рецепторы которого имеются на поверхности амеб (рис. 14.2) (Bonner, 1983; Soll, 1987).

Выяснилось, что акразин у *Dictyosfelium* — это циклический AMP, а у *Polysphondylium* — дипептид глутаминовой кислоты и орнитина. Диффундируя от одной клетки или от группы клеток, эти простые соединения информируют другие клет-

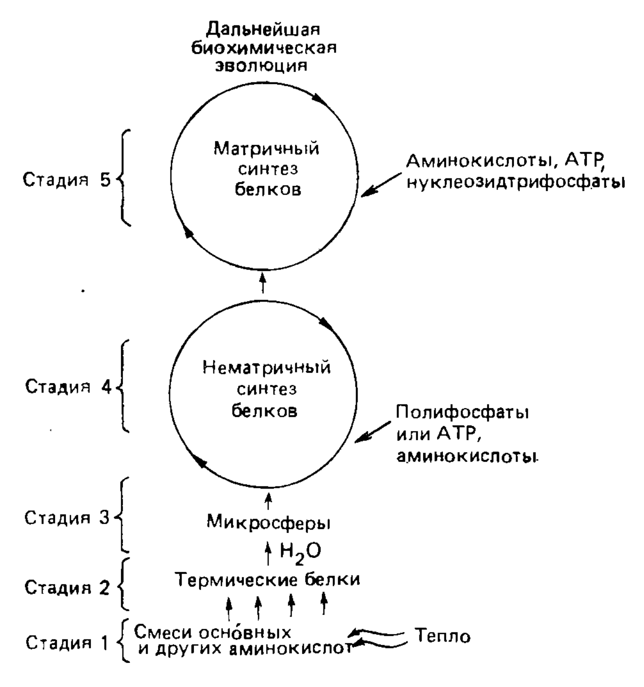


Рис. 14.1. Эволюция от протоклеток к современным клеткам, которую можно проследить по имеющимся данным. На стадии 1 синтезировались термические пептиды. Некоторые их смеси содержали достаточно много осно́вных аминокислот, чтобы могли протекать стадии 2, 3 и ранние этапы стадии 4, на которой происходило деление микросфер. На стадии 5 из части ATP и других нуклеозидтрифосфатов образовывались полинуклеотиды и далее формировались клетки (Fox, 1984).

ки и ориентируют их по диффузионному градиенту концентрации. Этот сигнал заставляет амеб передвигаться и агрегировать. Установлена химическая структура соединения, индуцирующего появление начальных форм ножки и спороносного тела у *Dictyostelium*. Это — сложный гексанон, новый класс химических посредников, функционирующий в сопряжении с cAMP (Morris et al., 1987). Это последнее соединение участвует во многих реакциях передачи сигналов — гормональных и нервных — и в организме человека; функции медиаторов в нервной системе выполняют небольшие пептиды (Bonner, 1983). Таким образом, для межклеточной коммуникации и у простейших, и у человека используются идентичные либо сходные молекулы, что указывает на универсальность процесса первоначальной межклеточной самосборки.

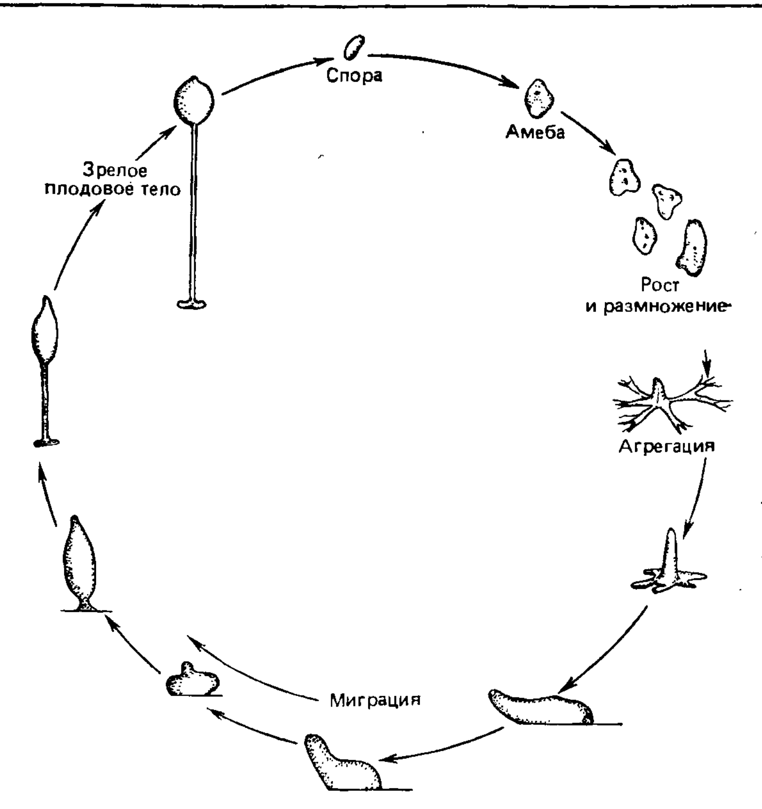


Рис. 14.2. Жизненный цикл *Dictyostelium discoideum*: растущие и размножающиеся амебы образуют путем самосборки (по старой терминологии — путем агрегации) плодовое тело (Sussman, 1964).

Межклеточное распознавание. Взаимное узнавание эмбриональных нервных клеток изучали на саранче (Goodman, Bastiani, 1984). Мозг человека состоит из нескольких миллиардов нервных клеток. Клеточное распознавание является необходимым механизмом, позволяющим отдельным эмбриональным нейронам находить и узнавать друг друга, с тем чтобы, соединяясь, образовать специфичную структуру нервной сети. Эмбриональные нервные волокна имеют конус роста, от которого отходят филоподии; филоподии могут вытягиваться, втягиваться и вступать в контакты с соседними нейронами. С помощью красителей и молекулярных меток установлено, что нитевидные филоподии, выходящие из кончика конуса роста, вступают в контакт только с нейронами определенного типа, избегая других. При этом филоподии могут обследовать поверхности примерно ста нервных клеток разных типов, но соединяются

лишь с одним из них. Избирательность процесса узнавания видна и на примере амеб: если смешать особей, относящихся к двум разным родам, то агрегировать они будут не беспорядочно, а только с амебами своего рода, не реагируя на других.

Клеточная адгезия. Форма эмбрионов и образование органов определяются в значительной степени клеточной адгезией. Это происходит благодаря перемещению клеток, регулируемому в свою очередь белковыми молекулами. Из ткани куриных эмбрионов выделен ряд таких молекул, участвующих в адгезии; выяснилось, что лишь немногие из них активны на ранних эмбриональных стадиях. В ходе развития они образуются в неравных количествах в различные периоды; существует определенная динамика их синтеза (Edelman, 1984).

Формообразование у животных — это важнейшее морфогенетическое явление — в значительной мере зависит от межклеточной самосборки, в которой участвуют как весьма простые молекулы (cAMP и небольшие пептиды), так и макромалекулы (белки). В любом случае процесс объединения клеток контролируется молекулярными посредниками и реализуется при участии межмолекулярных взаимодействий (рис. 14.3 и 14.4).

Межклеточная самосборка, в результате которой образуются ткани, походит на осаждение кристаллов из раствора

Лишь в последние десятилетия удалось диссоциировать ткани на отдельные клетки путем дезинтеграции вязкого цементирующего «основного» вещества, связывающего животные клетки. Этот межклеточный «клей» растворяется под действием трипсина в присутствии кальцийсвязывающего реагента. В результате были предприняты попытки реконструировать ткани из отдельных клеток. В большинстве своем изолированные эмбриональные клетки не способны нормально развиваться. Они могут продолжать делиться, но утрачивают свои типичные функции. Эмбриональная ткань почки курицы состоит из клеток различных типов, собранных в трубочки. После диссоциации этой ткани ее отдельные клетки не могут проявить своих характерных свойств вне многоклеточного образования.

В условиях, благоприятных для восстановления ткани из клеток, этот процесс проходит через следующие этапы (Moscona, 1959): 1) клетки начинают активно двигаться; 2) образуется пленка из внеклеточного склеивающего материала; 3) клетки постепенно собираются в группы; 4) они образуют соединительные мостики; 5) с помощью последних формируются более крупные агрегаты со специфичной структурой тка-

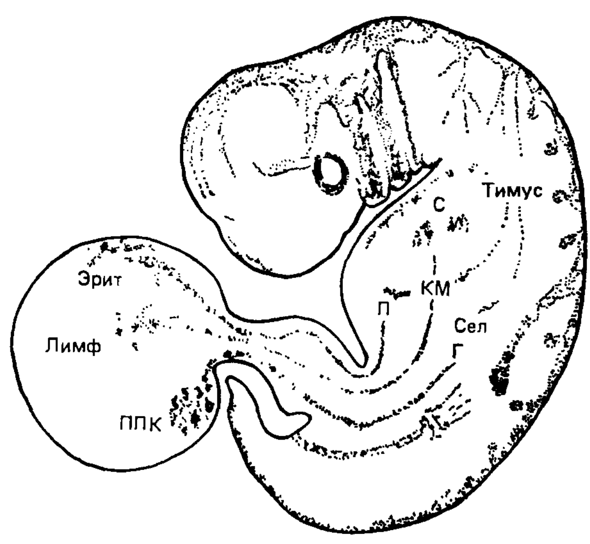


Рис. 14.3. Схема некоторых миграций клеток при образовании тканей и органов в процессе эмбриогенеза у млекопитающих. Пути, по которым мигрируют клетки, связывают места возникновения клеток и места, где они должны находиться у взрослого организма. Предшественники эритроидных клеток (Эрит) возникают в энтодерме желточного мешка и мигрируют в костный мозг (КМ) и печень (П). Предшественники лимфоидных клеток (Лимф) мигрируют в костный мозг, селезенку (Сел) и другие органы. Первичные половые клетки (ППК) активно мигрируют от желточного мешка к возникающим гонадам (Г). Сходным образом развиваются нервы. Сердце (С) также формируется в результате самосборки клеток, происходящих из других областей (Moscona, Hausman, 1977).

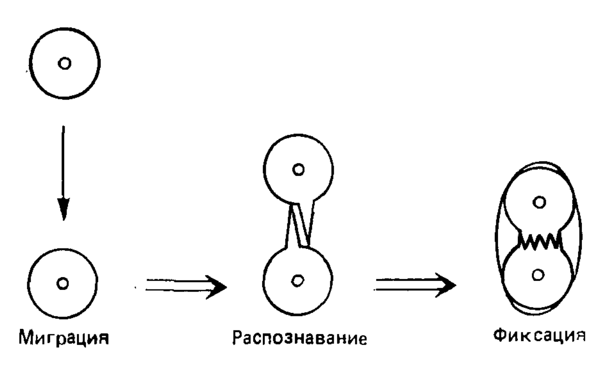


Рис. 14.4. Три основных процесса, обусловливающие перераспределение клеток зародыша — миграция, распознавание, фиксация, — которые происходят при миграциях клеток, указанных на предыдущем рисунке (Burger et al., 1978).

ни; 6) организуются почечные канальцы с секреторной активностью. Таким образом, индивидуальные клетки способны к самосборке и, не получая никакой информации извне, реконструируют ткань с исходной ее организацией и функцией. Как указывает Москона, клетки агрегируют в сгустки ткани «подобно кристаллам, выпадающим в осадок из раствора». Точно так же и клетки печени собираются в структуры, идентичные долькам нормальной печени, которые способны аккумулировать гликоген. Агрегируют и клетки сердечной мышцы, образуя ритмично сокращающуюся ткань.

Клетки из разных органов и организмов, находясь в смеси, способны распознавать друг друга и организовываться в раздельные органы. В смеси клеток хряща мыши и почек курицы клетки группируются так, что из клеток мыши восстанавливается хрящ, а из клеток курицы — почечные канальцы. Клетки в смеси, как и атомы, не дезориентированы. Благодаря своей молекулярной специфичности они воссоздают только исходную структуру.

Межклеточная химическая сигнализация и ее эволюционное значение

Албертс и др. (Alberts et al., 1983) подчеркивают: «Эволюция многоклеточных организмов определялась способностью клеток к взаимному общению. Межклеточная коммуникация необходима для того, чтобы регулировать развитие клеток, их организацию в ткани, их рост и деление, чтобы координировать различные типы активности». Химическая сигнализация является основным процессом в эволюции, потому что без нее невозможно существование многоклеточных организмов. Это означает, что в значительной мере направляли эволюционный процесс именно те химические агенты, которые выполняют роль сигналов. Следует ожидать, что превращения, имевшие место в ходе эволюции, отчасти явились следствием изменений самих сигнальных веществ: их конформации, их клеток-мишеней, способности их взаимодействия с внутриклеточными механизмами.

Существуют разные химические сигналы, но большей частью сигнальные молекулы не являются крупными белками. Некоторые из них — небольшие белки (например, соматостатин, состоящий всего из 14 аминокислотных остатков) или малые пептиды (например, энкефалин, 5 аминокислотных остатков); другие являются небольшими стероидами.

Первые посредники. Межклеточная коммуникация

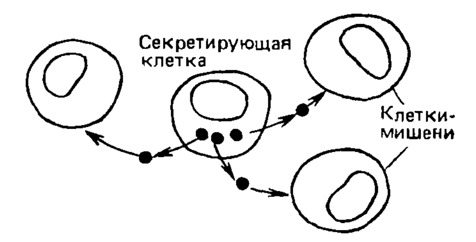
Химические агенты, обеспечивающие межклеточное общение, называются первыми посредниками. Они принадлежат к одной из трех групп: 1) локальные химические медиаторы, которые действуют на клетки, непосредственно окружающие источник сигналов; 2) гормоны, секретируемые специализированными эндокринными клетками и распространяющиеся по кровеносным сосудам; они взаимодействуют с клетками-мишенями, распределенными по всему телу; 3) нейротрансмиттеры, секретируемые нервными клетками; они являются близкодействующими химическими медиаторами, адресованными только соседней клетке-мишени (рис. 14.5). У растений нет нервных клеток, но в изобилии содержатся вещества, которые служат нейротрансмиттерами у животных. В апельсинах найден норадреналин, а в бананах — серотонин (Metzner, 1973). Клетки организма реагируют на экстраклеточные сигналы при помощи особых белков — рецепторов, связывающих сигнальные молекулы (Hafen et al., 1987).

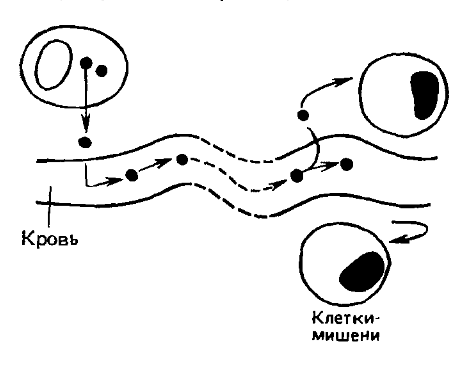
Стероидные гормоны проходят через плазматическую мембрану и активируют белки цитоплазмы. Другие первые посредники — нейротрансмиттеры и некоторые гормоны — не проникают в клетку. Однако существует процесс эндоцитоза, при котором некоторые крупные молекулы могут проходить в клетку при помощи рецепторов. Эти последние в большинстве случаев возвращаются в плазматическую мембрану и снова функционируют (Dautry-Varsat, Lodish, 1984).

Вторые посредники. Внутриклеточная коммуникация

Факторы роста, гормоны, нейротрансмиттеры связываются на поверхности клеток-мишеней со специализированными рецепторными белками, которые при этом изменяют свою конформацию. В результате этого изменения генерируется внутриклеточный молекулярный так называемый второй посредник — новая или освобождающаяся молекула. Основными вторыми посредниками являются cAMP и ион кальция (рис. 14.6).

Внутриклеточным рецептором ионов кальция является белок кальмодулин, широко распространенный среди животных (от простейших до млекопитающих) и растений, низших и высших. Анализ его аминокислотной последовательности свидетельствует о его филогенетической консервативности. Согласно многочисленным данным, ион кальция по всем показа-





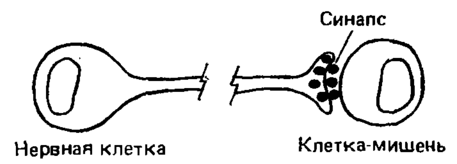


Рис. 14.5. Межклеточная коммуникация, осуществляемая при помощи экстраклеточных сигнальных молекул трех разных типов (первых посредников): локальных химических медиаторов, гормонов и нейромедиаторов (Alberts et al., 1983).

телям соответствует функции универсального второго посредника как у животных, так и у растений и играет даже более важную роль, чем cAMP (Bornstein et al., 1978; Staechelin, Hull, 1978; Hooper, Subak-Sharpe, 1981; Marrack, Kappler, 1986).

Самосборка органов и организмов

С точки зрения неодарвинистов орган создается и модифицируется в результате действия некоего абстрактного отбора. Поэтому считается, что причины формирования и эволюции

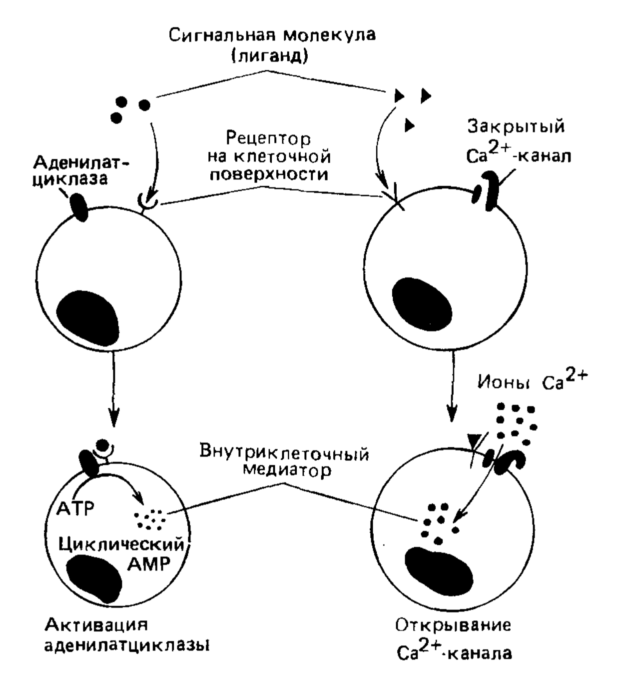


Рис. 14.6. Внутриклеточная коммуникация осуществляется при помощи вторых посредников двух основных типов: cAMP и Ca^{2+}. При активации встроенных в мембрану молекул аденилатциклазы внутриклеточная концентрация cAMP повышается. Связывание сигнальной молекулы с рецептором на клеточной поверхности приводит к открыванию мембранных кальциевых каналов, и ионы Ca^{2+} входят в клетку (Alberts et al., 1983).

органа не зависят от внутренне присущих ему физико-химических ограничений. О несостоятельности такого воззрения говорят современные данные о самосборке органов и организмов. Они показывают, что такая самосборка протекает по строго определенным каналам, задаваемым реакциями межмолекулярного распознавания.

Из-за неблагоприятного влияния идей неодарвинизма опыты по реконструированию целых организмов из изолированных клеток до сих пор не рассматривались в указанном аспекте. Эти эксперименты проводились уже в начале века, но их все еще описывают как процесс агглютинации, никак не увязывая с вопросами эволюции. Только теперь восстановление организма гидры, губки или венозных сосудов человека из составляющих их клеток можно рассматривать как следующую ступень процесса самосборки, основанного на атомном и молекулярном узнавании. Приведем некоторые примеры самосборки органов и организмов.

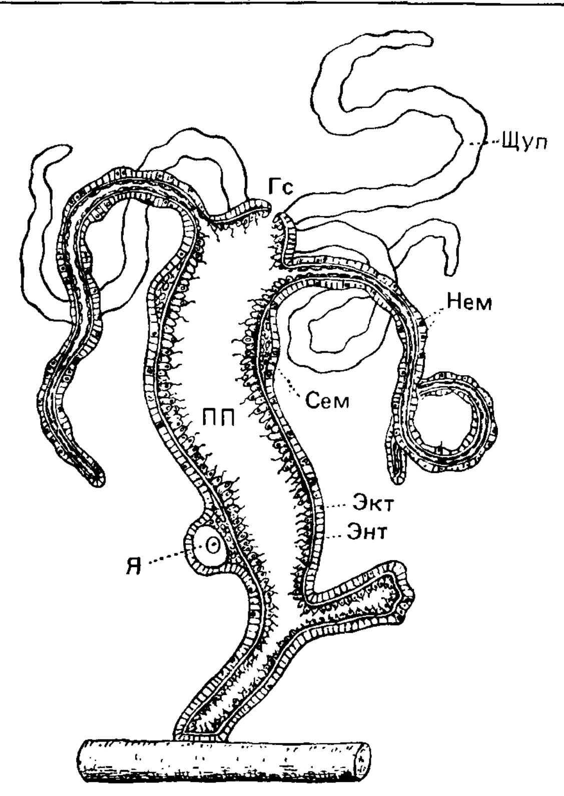


Рис. 14.7. Внутреннее строение гидры (в разрезе): ПП — пищеварительная (или гастральная) полость; Нем — нематоциты; Экт — эктодерма; Энт — энтодерма; Гс — гипостом; Я — яйцеклетка; Щуп — щупальце; Сем — мужская гонада (Pierantoni, 1944, по Kückenthal и Matthes).

Морская губка содержит информацию о построении своего организма из клеток, разделенных в результате продавливания организма через сито из тонкой ткани. Клетки осаждаются на дно сосуда и начинают агрегировать, совершая амебоидные движения. Через четыре дня появляется целая губка с каналами и жгутиковыми камерами. Выделено ответственное за самосборку вещество с мол. массой 23 000; оно видоспецифично, так же как и у амеб. Изучены губки *Geodia*, *Ircinia* и *Clathrina* (Wilson, 1907; Galtsoff, 1923; Müller et al., 1976).

Гидра также способна к самосборке из разрозненных клеток. Этих животных можно дезагрегировать, многократно перенося их в концентрированный солевой раствор, а затем пропуская через фильтры, пока не получатся отдельные клетки. В соответствующей среде начинается самосборка и на вторые

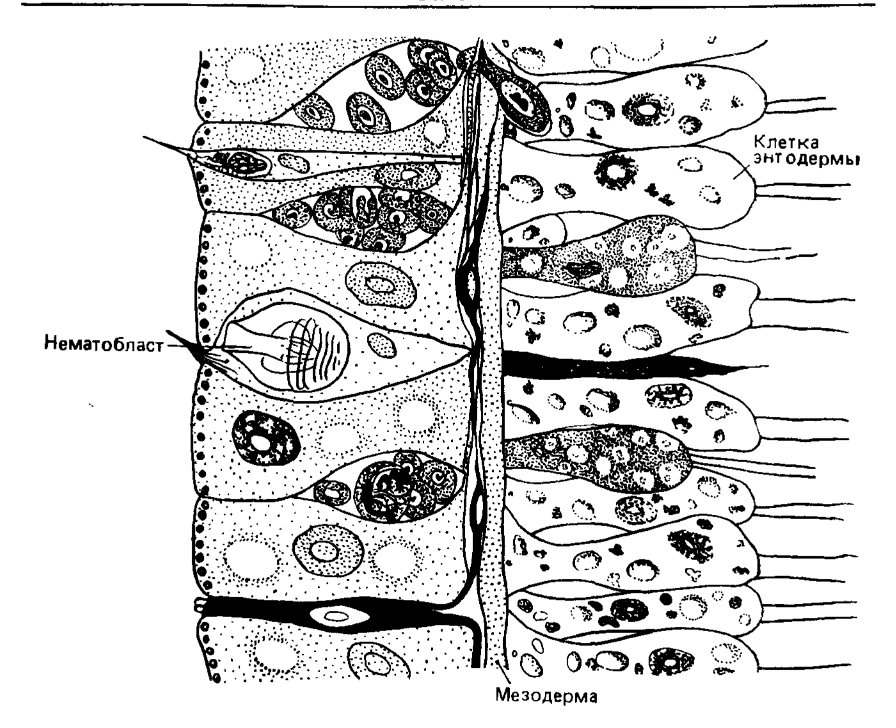


Рис. 14.8. Разрез через стенку тела гидры в гастральной области (Aron, Grassé, 1939, по Schulze).

сутки формируются гидры со щупальцами. Каждое животное состоит примерно из 100 000 клеток, причем некоторые из них высокодифференцированны. Жалящие клетки (с их помощью гидра атакует добычу и умерщвляет ее) считаются одними из наиболее сложных из всех известных биологам (Papenfuss, 1934; Bonner, 1952; Gierer, 1974). Следовательно, животное с его нервной системой и сложнейшими органеллами может быть полностью восстановлено из разрозненных клеток путем самосборки (рис. 14.7 и 14.8).

Самосборка наблюдается и на органах млекопитающих. Из гонад новорожденных крыс получали с помощью дезагрегации взвесь отдельных клеток, и в соответствующих условиях клетки семенника и яичника вновь организовывались в соответствующие структуры (Zenzes et al., 1978; Ohno et al., 1978). Клетки из перевиваемых культур эндотелия капилляров человека также способны in vitro собираться в сеть трубчатых структур, почти идентичных (под световым и электронным

микроскопами) сосудистому руслу капилляров in vivo (Folkman, Haudenschild, 1980). Недавно путем самосборки изолированных клеток была получена ткань кожи человека (Dubertret et al., 1987).

Информация, требующаяся для формирования или изменения органа и организма, в основном содержится в молекулярной структуре отдельно взятых клеток. Процесс организации идет под действием выделяемых самими клетками специфичных химических веществ и при помощи молекул, обеспечивающих спонтанную строго специфичную адгезию.

Глава 15

Самосборка сообществ: химические и физические средства общения между организмами

Абстрактное объяснение образования сообществ

В настоящее время сообществам даются весьма отвлеченные определения: Альтман (Altmann, 1965) описывает сообщество как скопление социально общающихся индивидуумов, не конкретизируя процесс общения. Таково же и определение Уилсона (Wilson, 1980), согласно которому сообщество — это «кооперативно организованная группа особей, принадлежащих к одному виду». При этом предполагается, что взаимодействия между членами группы статистически неупорядочены; автор добавляет: «Теории биологии поведения находятся в тумане семантической двусмысленности».

Все это не означает, что в этих трудах нет ценной информации. Она несомненно есть, но она же и уводит в сторону от физических и химических данных, а это затрудняет понимание явления. Анализ таких данных более трудоемок и отнимает больше времени, но без него невозможно глубокое понимание эволюции популяций.

Самосборка сообществ путем обмена химической информацией между животными

Открытие феромонов радикально изменило положение в этой области знаний. Стало очевидно, что животные собираются в сообщества и остаются в них под влиянием химической информации — веществ, выделяемых ими или распознаваемых в пище, которую они поглощают или отрыгивают (Ebling, Highnam, 1969; Free, 1977; McFarland, 1981). Однако эти данные не рассматривались как расширение представления о передаче химической информации, осуществляемой на более низких уровнях организации клеток и организмов. Объяснить это можно, вероятно, тем, что исследователи, занимающиеся изучением поведения животных, ничего не знали о самосборке на атомном и молекулярном уровнях. Даже если бы эти данные и были им известны, все равно приложение этих закономерностей прямо к популяциям показалось бы чрезмерным

упрощением, потому что отсутствовали сведения о промежуточных ступенях самосборки — у клеток и организмов. Теперь, когда мы располагаем и этими данными, пробел в иерархическом ряду уровней заполнен и популяции животных можно рассматривать как результат самосборки, в основном управляемой молекулами веществ, открытых бихевиористами.

Самоорганизация сообществ во многом сходна с самосборкой клеток и самих организмов: 1) она идет с участием молекул определенных веществ; 2) молекулы эти выделяются различными особями популяции; 3) выделяемые вещества распознаются другими особями; 4) молекулы видоспецифичны; благодаря им члены вида или сообщества воспринимают и распознают информацию, исходящую от им подобных или от чужих особей, заставляющую отвергнуть последних; 5) для передачи информации достаточно одной-единственной молекулы: антенны взрослого шелковичного червя способны уловить одну молекулу феромона и реагировать на нее (Schneider, 1969).

На сегодняшний день мы располагаем обширными сведениями об этом уровне самосборки. Отдельные животные одного вида редко живут уединенно. Ассоциации любого рода, даже самые примитивные, рассматриваются теперь как элементарные формы общественной организации. Это вынужденное поведение наблюдается уже у беспозвоночных, например у живущих на дне океанов морских звезд. Иглокожие офнуры в резервуаре, где нет камней нли песка, собираются в клубок, переплетаясь своими щупальцами. Их потребность в объединении так сильна, что они обвивают и стеклянные палочки. Однако они (как и амебоидные формы в цикле развития миксомицетов) предпочитают агрегировать с себе подобными. Если офиурам дать возможность свободно передвигаться по дну, то они будут ассоциироваться только с офиурами того же вида, обходя других. Они реагируют только на ту информацию, которая исходит от им подобных.

Формирование сообществ насекомых

Изучение жизни насекомых помогает многое прояснить в механизме формирования сообществ с помощью химической коммуникации. В основе сообществ пчел, ос, муравьев и термитов лежит разделение труда и доминирование в репродукции. В каждом сообществе обычно имеется одна или несколько маток. Матки — единственные самки-производительницы; остальные самки выполняют функции рабочих. Доминирование матки поддерживается при помощи феромонов. Это химические вещества, секретируемые животными и влияющие на поведение и физиологию других особей того же вида. Мандибуляр-

ные железы матки выделяют «маточное вещество», подавляющее развитие яичников у рабочих самок (Wigglesworth, 1970). Этот феромон распространяется по всей колонии, потому что рабочие пчелы постоянно лижут и поглаживают матку и друг друга. Два основных компонента «маточного вещества» идентифицированы: это 9-оксодеценовая и 9-гидроксидеценовая кислоты.

Единство сообщества поддерживается и при помощн другой смеси химических веществ — пищи. Она одинакова для всех членов колонии. Пчелы, возвратившиеся с полей в улей после сбора пыльцы, стимулируются другими рабочими и передают им пищу через рот. Меченый сахар обнаруживается почти у всех членов колонии через пять суток. Запах пищи служит знаком, отличающим членов данного улья от пчел других колоний или видов. У входа в каждый улей сторожевые пчелы обнюхивают и предостерегают каждое насекомое, которое подлетает к летку и садится. Пропускают только пчел с подходящим запахом, а чужих убивают. Поддержание единства в социальной группе основывается на химической информации и узнавании.

Кооперативное поведение и социальная иерархия у рыб диктуется химическими сигналами

Сомы плохо видят, но их тело покрыто сотнями тысяч вкусовых анализаторов. Функция последних была продемонстрирована следующим образом: сомов ослепляли и лишали рецепторов обоняния, затем выпускали в спокойную воду, и рыбы плыли прямо к источнику пищи. Ослепленные сомы с неповрежденными обонятельными рецепторами могут различать рыб: они защищают свою территорию от рыб своего же вида и не реагируют на чужих. Они различают также и пол особи своего вида по химическому сигналу. Слепого сома в воде помещали в мешок с дырочками, пропускавшими сигнальное вещество. Мешок опускали в нору с парой других слепых сомов; один из них, того же пола, что и опущенный в нору, нападал на мешок. Было установлено, что сигналом, с помощью которого распознается вид, служит феромон, выделяемый самкой в период ухаживания.

При помощи таких же химических сигналов устанавливаются иерархические отношения между членами данного сообщества. В сообществе доминирует одна из рыб. После конфронтации, выражающейся в своего рода ритуальном танце и характерных движениях рта, рыбы, занявшие в сообществе более низкую ступень, утрачивают способность к дальнейшему нормальному росту. После определения иерархической структуры

группы рыб стремятся к образованию плотных скоплений. В этом процессе участвует феромон, подавляющий агрессивность.

С помощью химических сигналов регулируются два основных вида общественного поведения: защита территории и кооперативное взаимодействие. Эти способы поведения кажутся противоположными, но в действительности они дополняют друг друга. Кроме того, феромоны регулируют широкий диапазон паттернов поведения: ориентировку на источник пищи, распознавание пола и вида, иерархическое распределение. Изучались рыбы следующих видов: *Typhlogobius californiensis*, *Hypsoblennius gilberti* и *Ictalurus natalis* (Todd, 1971). Все эти процессы, от которых зависит будущность популяции и вида в целом, регулируются химическими веществами.

Образование перелетных стай у птиц определяется эндогенными биоритмами

В период гнездования птицы большинства видов уединяются; каждая пара строит отдельное гнездо и защищает свою территорию от чужих. По окончании этого периода птицы одного вида собираются в многочисленные стаи, обмениваясь информацией и готовясь к дальним перелетам. Прежде думали, что импульсом к таким сборам служат изменения температуры и долготы дня. Недавние исследования показали, однако, что у перелетных птиц имеются внутренние биологические часы, сообщающие им о времени начала и конца перелета, а следовательно, и о том, когда надо собираться в стаи, готовясь к перелету.

Проводили опыты со славками; птиц изолировали и содержали при постоянных температуре и освещении. Оказалось, что независимо от внешних условий у всех птиц изменялось оперение, они становились беспокойными, как это бывает в период миграции. Сидящие в клетках птицы пытались лететь осенью к югу, летом к северу. Был сделан вывод (Gwinner, 1986), что стимулами к образованию стаи служат биоритмы, генерируемые в организме.

Самосборка сообществ у млекопитающих и у человека

Общественное поведение млекопитающих отчасти регулируется химической информацией и установлением репродуктивной иерархии. У млекопитающих и человека средствами коммуникации служат феромоны. У человека это в основном пахучие выделения кожных желез и летучие продукты половой секреции. Млекопитающие очень часто метят свои тропы и

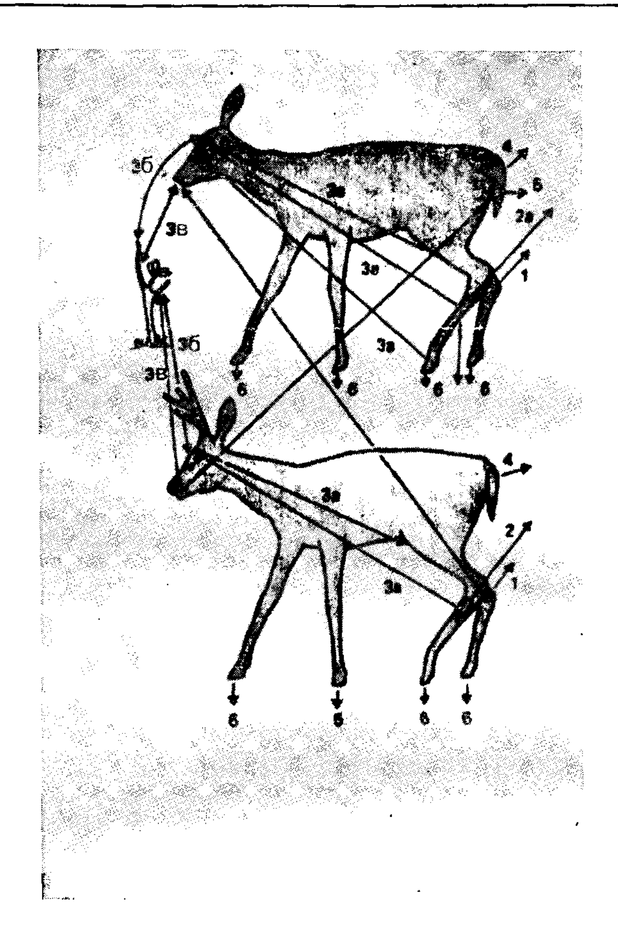


Рис. 15.1. Пути феромонов у чернохвостого оленя. Запахи выделений тарзальной железы используются для распознавания животными друг друга (1), а запахи метатарзальной железы (2) являются сигналами тревоги. Феромоны желез, расположенных на ногах, переносятся на лоб при почесывании (3а). Моча самки (5) привлекает самцов, а запах выделений хвостовой железы (4), вдыхаемых оленями, возбуждает их. Межпальцевые железы оставляют пахучие следы на земле (6) (Müller-Schwarze, 1971).

территории мочой и испражнениями. Слюна взрослых самцов свиней содержит гидроксистероид, обусловливающий половое поведение самки: запах слюны влияет на ее эстральный цикл. Чернохвостый олень выделяет по меньшей мере шесть разных феромонов, которые используются в качестве сигнала тревоги, для мечения троп, для привлечения особей противоположного пола (рис. 15.1). На половое поведение самцов макаков-резу-

сов влияет секреторная активность яичников самок. Если у самки яичники удалены, то у самцов эякуляции не происходит; после введения самкам эстрадиола половая активность их партнеров восстанавливается (Ebling, Hignam, 1969).

Широко исследовались химические сигналы у человека (Forsyth, 1985). Был проведен опыт для сравнения обоняния у мужчин и женщин. Оказалось, что женщины в сто раз чувствительнее мужчин к запаху экзалотида — соединения, близкого по химической структуре к летучему мужскому половому секрету, и эта чувствительность максимальна в период овуляции. У женщин с удаленными яичниками способность различать этот запах полностью пропадает, но восстанавливается после инъекций женского полового гормона — эстрогена. В моче человека найден андростерон, близкородственный половым феромонам человека.

В моче самок серых крыс содержатся два разных феромона, способствующих синхронизации менструального цикла в пределах социальной группы. У беременных мышей после контакта с мочой чужого самца эмбрионы не имплантируются или происходит спонтанный выкидыш. Таким образом, при помощи химического сигнала самец может уничтожить потомство другого самца.

На эстральный цикл женщин влияют некоторые вещества, выделяемые цветками растений *Humulus*, применяемых при изготовлении пива (Juneby, 1977); синхронность менструального цикла у женщин, живущих в студенческих общежитиях, зависит от факторов среды (Carthy, Howse, 1979).

Пахучие выделения влагалища женщины состоят по меньшей мере из тридцати химических соединений, секретируемых различными тканями и железами этого органа. Со времен античности благовония играли большую роль в человеческом общении; и в наше время, более чем когда-либо прежде, парфюмерная промышленность наводняет рынок новыми духами. Основой некоторых из них служат экстракты половых органов животных (например, мускус) и феромоны человека (например, жирные кислоты вагинальных секретов, известные как копулины) (Forsyth, 1985). Еще Фрейд подчеркивал значение сексуального начала в человеческих взаимоотношениях.

Роль физических факторов в формировании сообществ животных и человека

В формировании популяций и сообществ играют роль не только хеморецепторы. Первостепенное значение в этом процессе имеют и фоторецепторы, главным образом глаза, хотя изменения светового режима ощущает даже кожа животных

и человека (гл. 11). На свету с помощью зрения животное может различить индивидуумов, принадлежащих к той же группе, идентифицируя их морфологию и характер движений. Эта способность играет существенную роль в их дальнейшем поведении.

Рецепторами другого физического сигнала — звука — являются органы слуха. Пение птиц или речь людей позволяет птицам или человеку соответственно узнавать индивидуумов, принадлежащих к их сообществу. Птицы защищают свои территории в основном пением (McFarland, 1981), и все мы знаем, что речь человека является основным признаком, по которому то или иное общество принимает или отвергает его. Могут возразить, что в этом контексте следует рассмотреть психологические, исторические и политические факторы. Их, однако, также можно будет свести к физико-химическим процессам по мере того, как мы будем знать о них больше. Ограничимся следующим примером.

Спрос на продукты питания и снабжение ими лежат в основе создания новых сообществ людей. Голод в Европе в начале века заставил многих ее жителей иммигрировать в Америку. Наличие пахотных земель и характер имеющихся продуктов питания — одна из причин сохраняющегося и поныне расслоения общества.

Как было описано в гл. 14, простейшие — амебы — существуют раздельно или агрегируют, образуя сообщество клеток. Амебы питаются бактернями и прн изобилии последних остаются изолированными. Если же источник питания иссякает, то амебы: 1) мигрируют; 2) самоорганизуются в скопление строго определенной формы; 3) выполняют различные функции в новообразованном клеточном сообществе в соответствии с последовательностью присоединения к нему (Sussman, 1964; Bonner, 1983). Европейцы, поселившиеся в районе Нью-Йорка, и те, кто достиг Среднего Запада, специализировались в различных отраслях деятельности. С самого начала представители первой группы занялись в основном торговлей и стали работать в промышленности, тогда как вторые занялись фермерством. Как видно, в этом отношении люди недалеко ушли от простейших. В обоих случаях возможности пропитания регулируют миграцию и род функции, а также определяют характер сообщества.

Следует подчеркнуть, что я не утверждаю, будто сообщества людей и животных идентичны. Я лишь пытаюсь заложить основы физико-химического подхода, который помог бы лучше понять механизмы образования и развития человеческого общества.

Часть IV

Противодействие первоначальной структуры

Глава 16

Противодействие физических и химических компонентов

Как жизнь противодействует своим исходным детерминантам и преодолевает их влияние путем их упорядочения

Одно из основных свойств жизни, по-видимому не привлекавшее к себе большого внимания, состоит в том, что на всем протяжении эволюционного процесса способность живых существ противостоять влиянию своей исходной физико-химической организации постоянно возрастала. В ходе эволюции у организмов развивались процессы, дававшие им возможность все более эффективно противодействовать влиянию физических и химических факторов внешней среды. Что самое интересное, клетка противодействует влиянию именно тех физико-химических факторов, которые составляют основу ее изначальной организации. Впрочем, это не должно вызывать удивления, если считать, что для жизни характерны антитетические процессы и общая антитетическая позиция по отношению к среде. Другой ключевой момент, приведший в замешательство не только биологов, но и физиков,— способность клетки «обходить» второй закон термодинамики, т. е. канализировать свою энергию, вместо того чтобы постоянно уменьшать упорядоченность.

Перейдем теперь к описанию некоторых явлений, позволяющих понять, каким образом организмам удается противодействовать физическим и химическим факторам, участвующим в их создании на ранних стадиях эволюции.

Постоянная внутренняя среда несет в себе противодействие исходной физико-химической среде

Основы современной физиологии человека заложил Клод Бернар (Claude Bernard, 1813—1878). В результате своих пионерских исследований он сформулировал также понятие *внутренняя среда* в противоположность внешней среде, в которой организм растет и существует. Эти две среды не только представляют собой два четко разграниченных компартмента, но и обладают совершенно разными свойствами. Внутренняя среда — это та среда, в которой фактически живут клетки организма; она образована кровью, лимфой и другими тканевыми жидко-

стямн. Внешняя среда постоянно изменяется; температура, давление и химический состав атмосферы варьируют в широких пределах. В отличие от этого во внутренней среде колебания температуры, кислотности и осмотического давления относительно невелики. Как установил Бернар, печень играет важную роль в поддержании постоянного уровня сахара в крови, а симпатическая нервная система регулирует локальное кровоснабжение и тем самым потери или сохранение тепла в тканях (Bynum et al., 1981).

У растений внутреннюю среду образует сок, состоящий из воды и питательных веществ, циркулирующих в теле растения. Большие количества сахара перемещаются из листьев в корни, и еще бóльшие количества воды — из корней в листья. Растения используют в процессе дыхания главным образом сахар. Интенсивность дыхания варьирует в зависимости от обстоятельств, но в общем измеряется величинами одного порядка у животных и растений. Зеленые листья при 25—30 °С дышат примерно с той же интенсивностью, что и человек в состоянии покоя (Denffer et al., 1971). Внутренняя среда у растенний не так стабильна, как у животных, но также обладает рядом особенностей, благодаря которым она все же более стабильна, чем внешняя среда.

Появление в процессе эволюции внутренней среды с высоким уровнем стабильности создает сильнейшую канализацию и резко ограничивает эволюционный процесс, поскольку при этом изменчивость клеточного метаболизма оказывается заключенной в узкие рамки. Бóльшая стабильность внутренней среды у животных по сравнению с растениями свидетельствует о том, что процесс эволюции не ведет к последовательному расширению возможностей, а, напротив, последовательно ограннчивает число новых возможностей.

Образование буферных систем в клетке — яркий пример химического противодействия

Протоны могут свободно перемещаться от H_3O^+-ионов и нейтрализовать отрицательно заряженные группы, а OH^--ионы нейтрализуют группы, заряженные положительно. Такое свойство этнх ионов существенно для поведения аминокислот и белков. Эти соединения содержат карбоксильные и аминогруппы и в растворе существуют в виде диполя.

Поскольку pH раствора влияет на ионизацию оснóвных и кислых групп ферментов и других макромолекул, содержащихся в клетках, колебания pH внутри клетки и в окружающих ее жидкостях не могут выходить за пределы, в которых ферменты сохраняют свою активность. У клетки имеются буферные

системы, стабилизирующие ее pH. Примером служит буферная система крови человека, поддерживающая pH на уровне 7,4. К числу наиболее эффективных неорганических буферов у живых организмов относятся бикарбонаты и фосфаты. Аминокислоты, пептиды и белки функционируют как органические буферы во внутри- и внеклеточных жидкостях.

Буферы следует относить к числу основных компонентов изначального химического импринта, установившего жесткие границы, в пределах которых допускалась эволюция клеточного метаболизма.

Противодействие гравитации

У растений развился совершенный механизм регуляции направления роста при помощи гормонов. В процессе эволюции многоклеточных растений происходила их дифференцировка на корни и стебли. Что представляют собой эти органы с точки зрения воздействия гравитации? Корни — это структуры, которые растут в направлении центра гравитации, стебли же растут в противоположном направлении, т. е. они «научились» противодействовать силе тяжести. Каждое твердое тело, каждая частица испытывают воздействие гравитационных сил, которые притягивают их к центру Земли. Каким же образом растительные клетки преодолевают это воздействие и, более того, так эффективно освобождаются от него? Ведь ствол секвойи (*Sequoia washingtonia*) может возвышаться над землей на 106 м, образуя на этой высоте листья и цветки.

Гравитацию пришлось преодолевать не только растениям, но и животным. Тела большинства рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих при перемещении в воде или по земле всегда находятся в горизонтальном положении. Однако у некоторых видов, в частности у человека, развилась способность передвигаться на двух ногах, что дало им возможность принять вертикальное положение. Одновременно у них сформировались структуры, позволяющие им частично противодействовать гравитации.

Капиллярные эффекты противодействуют гравитации, и это помогает созданию у организмов вертикальных структур

Капиллярный эффект — частный случай поверхностного натяжения, заслуживающий особого внимания ввиду его замечательной способности противостоять гравитации.

Высота, на которую может подняться жидкость в тонкой капиллярной трубке, зависит от четырех параметров: 1) ра-

диуса трубки; 2) поверхностного натяжения; 3) плотности жидкости; 4) краевого угла. Жидкость поднимается по капилляру до тех пор, пока не устанавливается равновесие между гравитационными силами и силой поверхностного натяжения (Nachtrieb, 1982).

Капиллярные эффекты играют важнейшую роль в функционировании клеток и органнзма в целом, обусловливая восходящие токи. Это особенно очевидно на примере передвижения в восходящем направлении сока у растений. На протяжении многих лет капиллярные эффекты в сочетании с испарением воды с поверхности листьев считаются главной движущей силой перемещения воды вверх у растений.

Если бы капиллярные эффекты не были присущи физическому миру, в котором возникла жизнь, то весьма вероятно, что среди организмов никогда не появились бы известные нам крупные трехмерные формы.

Противодействие гравитации в системе кровообращения человека

Помимо капиллярных эффектов важную роль у животных играют барорецепторы, воспринимающие давление. Человеку в его повседневной жизни постоянно приходится противостоять давлению. Когда мы переходим из лежачего положения в стоячее, кровь под действием силы тяжести устремляется вниз, к ногам, при этом кровоснабжение головного мозга уменьшается. Расположенные в артериях барорецепторы немедленно вмешиваются в процесс кровообращения, ускоряя ритм сердечных сокращений и сужая сосуды в нижних частях тела. В результате кровоснабжение головного мозга и ног выравнивается.

После пребывания космонавтов в течение некоторого времени в условиях невесомости в их организме наступают изменения, приводящие к перераспределению крови в связи с новыми условиями гравитации. Этот процесс регулируется гормонами (De Campli, 1986).

Полет птиц — это также пример противодействия гравитации

Трансформация «рептильной» структуры в «птичью» сопровождалась рядом модификаций; в частности, кости стали пневматнчными и появился жесткий клюв. Переместился также и центр тяжести тела: он сместился вниз, поскольку основные мышцы располагаются под главными частями скелета. В результате пневматичности костей их вес уменьшился. Как отметил Кольберт (Colbert, 1980), «летающее животное должно преодолевать силу тяжести. Для мелких беспозвоночных, таких

как насекомые, эта задача не особенно серьезна, но для позвоночных, самые мелкие из которых превосходят по размерам всех насекомых, за исключением нескольких гигантов, гравитация всегда была проблемой первостепенной важности».

Противодействие температуре

Подобно многим другим насекомым, бабочка обычно не способна летать до тех пор, пока утренние лучи солнца не обогреют ее и не выведут из оцепенения, в которое она впадает под действием ночной прохлады. Подвижность бабочки и самое ее выживание зависят от температуры среды. Подвижность рыб, амфибий и рептилий также зависит от температуры. Прежде чем начать активно двигаться, ящерицы и змеи греются на солнце.

В процессе эволюции у животных развились механизмы, позволяющие им противостоять изменениям температуры. У птиц и млекопитающих сформировались механизмы, регулирующие температуру их тела. У них имеется «термостат», расположенный в головном мозге, в области гипоталамуса. Внутренняя температура поддерживается у большинства видов на уровне примерно 38 °C, с колебаниями в пределах нескольких градусов в обе стороны. Важную роль в терморегуляции играют также кожа, шерстный и перьевой покров.

У беспозвоночных нет таких механизмов терморегуляции, как у высших позвоночных, но они изобрели более простые способы противодействовать изменениям температуры. Примером служит выращивание в термитниках грибов, обеспечивающих кондиционирование воздуха (Lüscher, 1961). Другая форма терморегуляции известна у озимых совок (сем. Noctuidae). При температурах, близких к температуре замерзания, они активизируют свою нервную систему и используют несколько способов сохранения тепла (Heinrich, 1987).

Таким образом, в процессе биологической эволюции были созданы способы противодействовать влиянию еще одного физического фактора.

Осморегуляция — противодействие колебаниям содержания воды и концентрации солей

Вода играла очень большую роль в возникновении жизни и стала необходимым участником всех процессов жизнедеятельности. Водная внутриклеточная среда живых клеток — наследие тех далеких времен, но им необходимо также наличие воды во внеклеточной среде. Кроме того, очень велика роль некоторых неорганических молекул, содержащихся во внутри- и внеклеточных жидкостях.

Осмосом называют диффузию, происходящую между двумя смешивающимися жидкостями, разделенными полупроницаемой мембраной. На земном шаре есть множество местообитаний, благоприятных в смысле осмоса, как, например, море, но есть и такие неблагоприятные в этом отношении места, как пустыни.

В процессе эволюции у животных развилась способность обеспечивать стабильность внутренних тканей, защищая их от превратностей внешней среды. Животных, неспособных регулировать осмотическое давление своих внутренних жидкостей, называют пойкилоосмотическими. К этой группе относятся некоторые беспозвоночные. Остальные беспозвоночные и все позвоночные сохраняют относительно постоянное внутреннее осмотическое давление, отличное от такового среды, в которой они живут. Их называют гомойоосмотическими животными (Eckert, Randall, 1978).

У животных, сумевших колонизировать такие крайне неблагоприятные в осмотическом отношении местообитания, как пустыни и пресноводные водоемы, выработались способы регуляции содержания воды и концентрации растворенных веществ в организме. Есть даже такие животные, которые способны изменять свою среду. Если морских турбеллярий *Procerodes wheatlandi* поместить в небольшой сосуд с пресной водой поодиночке, то они быстро гибнут и распадаются. Если же они образуют группы, то живут бесконечно долго. Это объясняется высокой скоростью, с которой группа выделяет кальций, противодействуя таким образом гипотоническому эффекту пресной воды (Allee, 1931, 1938).

Глава 17

Как ген, хромосома и клетка противодействуют среде и избегают гибели

Открытие ферментативных функций РНК

Еще в 1965 г. Рич высказал мнение, что до возникновения генетического кода в его современной форме роль примитивной рибосомы играла крупная молекула РНК. Ее поверхность могла использоваться для конденсации цепи мРНК с более мелкими молекулами РНК, к которым были присоединены аминокислоты или другие молекулы. Согласно Ричу (Rich, 1965), этот примитивный механизм мог функционировать как первичный конвейер для сборки полиаминокислот. Открытие, что сама РНК обладает ферментативными свойствами (Westheimer, 1986), делает это предположение весьма вероятным. Как утверждает Гилберт (Gilbert, 1986), в начальный период эволюции клетки белковые ферменты были ей не нужны. Синтез новой молекулы РНК из предшественников и РНК-матрицы могли катализировать РНК-ферменты, называемые рибозимами. С самого начала эволюции клетки молекулы РНК выполняли каталитические функции, что было необходимо для самосборкн этих молекул из нуклеотидного «бульона». Просто они делалн это медленнее, чем белковые ферменты, появившиеся позднее и лишь значительно повысившие скорость протекания в клетке реакций.

Полисахариды выполняют в клетке функции, ранее приписывавшиеся генам

Не следует забывать, что в молекулах ДНК и РНК имеется сахаро-фосфатный остов. Следовательно, они не могли появиться в клетке до того, как образовались полисахариды. А из этого вытекает, что ДНК и РНК уже зависят от той упорядоченности, которая свойственна организации сахаров и их функциям.

Кроме того, теперь выясняется, что моносахариды способны, подобно нуклеотидам и аминокислотам, служить кодовыми словами молекулярного языка клетки. Специфичность многих природных соединений записана в моносахаридах, в которых слова (составляющие словарь биологической специфичности) обра-

зуются путем вариации типов используемых сахаров, характера их связей и точек ветвления.

1. Чистые полисахариды могут выступать в роли антигенов и нести специфическую иммунологическую информацию. Галактоза служит маркером, детерминирующим время жизни многих сывороточных гликопротеинов в крови млекопитающих.

2. Узнавание клеток обеспечивается находящимися на клеточной поверхности сахарами, которые служат рецепторами (Sharon, 1980).

С помощью многих полисахаридов чисто химическим путем осуществляется ряд клеточных процессов, которые прежде связывали с продуктами генов.

Как ДНК противодействует среде

Физико-химические процессы, в которых участвуют макромолекулы, уже так жестко определены и так прочно сопряжены в циклах взаимодействия с другими макромолекулами, что влияние на них внутренней среды клетки, а тем более среды, окружающей клетку или организм в целом, затруднено.

Что касается ДНК, то наилучшим примером служит процесс ее репарации. Если в молекулу ДНК включаются основания таким образом, что при этом разрушается ее первоначальная организация, то немедленно проявляется четко выраженная канализация. Молекула способна к репарации нанесенного ей повреждения, причем ее первоначальная структура полностью восстанавливается. Так поддерживается жесткая химическая канализация.

Однако самое существенное состоит в том, что ДНК не способна производить репарацию сама по себе: за этот процесс ответственна определенная группа белков (Hanawalt, 1972; Friedberg, 1985). Из этого видно, как при зарождении клеточной организации возникли взаимозависимость и тесная связь главных макромолекул друг с другом.

Как гены противостоят окружающей среде

Ген представляет собой настолько высокоразвитую структуру, что он способен избегать воздействий среды многими способами. Благодаря своей высокоспециализированной организации он эволюционирует по собственным каналам.

1. Изменения генетического кода не всегда ведут к изменениям аминокислотной последовательности того продукта, синтез которого данный ген коднрует. Вследствие вырожденности кода не всякая мутация сопровождается заменой аминокислоты, определяемой данным триплетом; это бывает в том случае,

когда исходный и мутантный триплеты кодируют одну и ту же аминокислоту (Ycas, 1969). Следовательно, передача и закрепление мутации этого типа в каком-либо белке определяются физико-химической организацией ДНК, которая «заморозила» код в вырожденном состоянии.

2. Псевдогены — это гены, имеющие такие же нуклеотидные последовательности, как и нормальные гены, но оставшиеся по причине незначительной молекулярной модификации молчащими, т. е. нефункционирующими. Примером служат гены 5S-РНК (Jacq et al., 1977; Ford, 1978; Fedoroff, Brown, 1978). Псевдогены встречаются также у человека, например гены псевдо-дзэта-глобина (Proudfoot, Maniatis, 1982) и псевдо-бета-глобина (Chang, Slighton, 1984). Псевдогены представляют собой «замаскированные» гены, которые при определенных условиях могут защищать нормальные гены.

3. Сходную категорию составляют гены, присутствующие в генотипе в качестве полноценных функциональных единиц, но не функционирующие вследствие репрессии. К этой группе принадлежат рибосомные гены, которые могут быть выявлены путем гибридизации ДНК—ДНК (Becak, Goissis, 1971; Becak et al., 1978). Репрессия осуществляется на молекулярном уровне.

4. Существуют гены, которые в норме обладают лишь одним специфическим свойством, но при поступлении сигнала со стороны какого-либо компонента хромосомы могут изменить свою функцию. Таким образом они замещают другие участки хромосомы, выполняя их функции. Примером служат теломеры, которые могут принять на себя функцию центромер в случае внесения в хромосомный набор гетерохромного участка (Rhoades, 1952).

5. Все гены «обманывают отбор» благодаря своей жесткой внутренней организации и постоянным взаимодействиям с другими участками ДНК, регулирующими их функцию, однако некоторые гены делают это более явным образом. Кроу (Crow, 1979) изучал один из генов дрозофилы, которому он приписал такое действие, поскольку этот ген вызывает в мейозе отклонения, приводящие к нарушению отношения при расщеплении. Выживание хромосом после мейоза регулируется генетически. Нарушение расщепления вызывает некий ген *S*, изменяющий отношение 50 : 50 на отношение 99 : 1. Ген *S* находится в хромосоме II, но создает этот эффект лишь при совместном действии с другими генами. Кроу пришел к выводу, что этот ген «обманывает отбор», поскольку, изменяя отношение при расщеплении, он оказывается представленным в большем числе, чем его аллель, локализованный в гомологичной хромосоме. Кроме того, Кроу полагает, что взаимодействие между тремя генами осуществляется при посредничестве химической инфор-

мации. Следовательно, дифференциальное расщепление происходит не в результате какого-то абстрактного отбора на организменном уровне, но определяется организацией и взаимодействием генов, под жестким диктатом физико-химических правил, строго контролирующих формирование генов.

6. Бриттен и Кон (Britten, Kohne, 1968) одними из первых осознали неспособность отбора действовать на хромосомном уровне на множественные копии генов. Они показали, что последовательности ДНК в сотнях тысяч копий включались в геномы высших организмов и становились составными частями их хромосом. Они были вынуждены признать, что: «Динамика отбора в отношении этого набора генов должна в корне измениться. Вследствие огромного числа копий их элиминация может оказаться неосуществимой».

7. У полиплоидов мутации остаются неприкосновенными. Полиплоиды возникают в результате умножения всего генома с его полным набором хромосом, происходящего в один или несколько этапов. Таким образом, полиплоид может накапливать мутации, «неповрежденные» отбором, на что уже указывал Оно (Ohno, 1970). Дальнейшие исследования еще больше прояснили эту ситуацию. При образовании полиплоидов новые дуплицированные гены оказываются молчащими (Schmidtke et al., 1975), что практически сводит к нулю воздействне среды на эти хромосомы.

8. Может показаться, что в случае уникальных копий ситуация иная. Однако и это не так. Бриттен и Дэвидсон (Britten, Davidson, 1976) сравнивалн скорости замены оснований в генах, детерминирующих белки, и в уникальной ДНК, не участвующей в этом процессе. Оказалось, что скорость замены одинакова. Они пришли к выводу, что «эти скорости, возможно, представляют скорость замены в отсутствие давления отбора».

9. Независимость гена от внутриклеточной и внешней среды гораздо сильнее, чем можно себе представить. Ген обладает способностью оценивать свою численность и регулировать ее главным образом по собственным правилам. Это проявляется в магнификации генов и в их амплификации. При изучении магнификации генов у дрозофилы был обнаружен локус дикого типа, состоящий из 130—300 копий генов, кодирующих рРНК. Если в результате мутаций в геноме оказалось менее 130 копий, то у потомков восстанавливается нормальное число генов, что и называют магнификацией (Ritossa et al., 1971; Tartof, 1974). Изучение амплификации у *Xenopus* также показывает, что в ооцитах имеется механизм, способный оценивать и регулировать число генов рРНК. У гетерозиготных мутантов вместо ожидавшегося половинного числа генов рРНК было обнаруже-

но нормальное их число, достигаемое благодаря регуляторной деятельности генома (Brown, David, 1968; Perkowska et al., 1968).

Как хромосома противодействует влияниям среды и избегает гибели

Хромосома, в основе поведения которой лежит случайность, не может избежать воздействия среды, но организованная хромосома способна к этому по той простой причине, что ей не остается ничего другого. Коль скоро хромосоме свойственна упорядоченность, ей внутренне присущи определенные правила поведения. Обладая такими собственными правилами, хромосома, очевидно, должна лишь следовать им, не поддаваясь воздействиям внешних факторов.

В основе упорядоченности этой клеточной органеллы лежит несколько механизмов (Lima-de-Faria, 1983).

1. Хромосома строилась в соответствии с химическим принципом самосборки. Самосборка неизбежна и иерархична (см. гл. 13); она создала собственные каналы молекулярной организации, обеспечивающие высокую степень независимости от среды.

2. Хромосома — замкнутая система. На первый взгляд эта черта хромосомы в данном контексте кажется несущественной, но она имеет решающее значение для ее эволюции. Хромосома — это не просто «нитка генов» или «кусочек ДНК»; на обоих концах ее замыкают четко выраженные особые участки — теломеры и центромеры. Обычно хромосома заканчивается на обоих концах униполярными теломерами, но у телоцентрических хромосом на одном конце эту функцию несет центромера. Без теломер хромосома гибнет (Muller, Herskowitz, 1954). Хромосома представляет собой компартмент, а поэтому она способна сама создавать свою организацию. В хромосоме бактерий нет высокоразвитых теломер, имеющихся в хромосомах эукариот. Она разрешила проблему проще — с помощью кольцевидной формы. Кольцо — это также замкнутая система, что облегчает развитие внутренней организации.

3. Хромосома обладает целым арсеналом средств, позволяющих ей следовать собственным правилам и избегать любых посягательств на свою целостность, но в то же время она способна изменять свою структуру и функцию упорядоченным образом. Этот процесс направляется исключительно физико-химическими принципами, по которым создавалась ее первоначальная структура. К таким средствам относятся: 1) перестройки, направляющие мутационный процесс так, что допускается возникновение только данного фенотипа [пример — парамутация,

Таблица 17.1. Интерпретация реорганизации хромосом в процессе перехода от большого числа хромосом к малому, основанная на случайном распределении хромосомных участков и разделяемая в настоящее время большинством авторов (например, Matthey, 1973; Crick, 1981; Alberts et al., 1983) (из Lima-de-Faria et al., 1986)

Последовательности ДНК	Распределение при высоком числе хромосом	Метод	Распределение при низком числе хромосом	Характер распределения
Все последовательности ДНК	Случайное распределение последовательностей ДНК	Главным образом классические цитологические и генетические методы	1. Бо́льшая часть центромер исчезла 2. Большинство проксимальных участков плечей исчезло 3. Бо́льшая часть теломер исчезла 4. Внутренние участки перемешаны	1. Внутренние участки ДНК в хромосомах распределены случайным образом 2. Исчезновение многих специфичных последовательностей ДНК

изученная Бринком (Brink, 1969)]; 2) эффекты положения, изменяющие молекулярные функции генов (Ананьев, Гвоздев, 1974); 3) наличие нуклеотидных последовательностей, способных изменять функцию и замещать другие участки ДНК, принимая на себя их функции; примером служат центромеры, способные брать на себя функцию теломер в телоцентрических хромосомах; 4) наличие транспозонов, дающих возможность хромосоме вводить участки в определенные сайты. Вместе с эписомами бактерий они позволяют вносить упорядоченность в мутации и перестройки (Novick, 1980; Cohen, Shapiro, 1980; Fedoroff, 1984).

Хромосомное поле выявляет строгую упорядоченность в центромеро-теломерном участке

В настоящее время все еще преобладает мнение, что в мутационном процессе и в организации хромосом главную роль играет случайность (табл. 17.1). Случайность — самая простая и самая удобная концепция, поскольку она позволяет сразу объяснить все явления, которые со строгих физико-химических позиций все еще далеко не ясны.

Недавние молекулярно-биологические исследования привлекли внимание к упорядоченным процессам построения генов (например, прерывистые гены) и хромосомных перестроек (на-

пример, транспозоны; McClintock, 1984) у эукариот. Кроме того, появляются основания полагать, что мутационный процесс может направляться путем регуляции физико-химических событий, происходящих в ДНК (Botstein, Shortle, 1985).

Однако эукариотическая хромосома с ее гигантскими размерами (измеряемыми числом нуклеотидных пар) все еще остается далеко не изученной на молекулярном уровне как целостная структура, т. е. как вполне определенная и строго ограниченная единица. Поэтому большинство генетиков продолжают рассматривать ее как некую случайную конструкцию.

Еще в 1950-х годах были получены данные, указывающие на жесткость структуры эукариотической хромосомы. Эта структура сформировалась в виде градиентов хромомеров, которые у более чем 70 видов начинаются у центромеры. Они сохраняют свою организацию независимо от вариаций длины хромосом. Это привело к созданию концепции хромосомного поля, согласно которой между разными участками одной хромосомы существуют определенные взаимоотношения, детерминируемые главным образом расположением центромер и теломер (Lima-de-Faria, 1954). В то время сведений о локализации генов было мало; не было и молекулярно-биологических методов, которые можно было бы использовать для проверки такой концепции. Однако структурные данные столь убедительно свидетельствовали в пользу жесткой и упорядоченной организации, что были сделаны следующие предсказания: 1) гены располагаются в центромеро-теломерном поле неслучайным образом; 2) каждый структурный ген и каждая последовательность ДНК стремятся занять в этом поле оптимальное место; 3) существует иерархия хромосомных участков и взаимодействие между ними, оказывающие влияние на их функцию; 4) перестройки происходят случайным образом, но следуют правилам, которые сохраняют общую структуру поля (Lima-de-Faria, 1956). За последние годы были собраны данные, подтвердившие справедливость этих предсказаний: 1) у более чем 700 видов, от водорослей до человека, была установлена локализация генов рРНК, которые расположены в теломерах, причем это расположение настолько регулярно, что его можно описать линейным уравнением (Lima-de-Faria, 1973); 2) бóльшая часть других последовательностей ДНК, которые могут быть распознаны у большого числа видов, занимает определенное положение в пределах поля, т. е. некоторые располагаются вблизи теломер (телоны), другие вблизи центромер (центроны), а третьи — в медиальных областях плечей (медоны) (Lima-de-Faria, 1980a); 3) цитогенетические исследования на молекулярном уровне, проведенные рядом авторов, показали, что местоположение данной последовательности ДНК имеет решающее значение для определения ее функции.

Изменение положения влияет как на репликацию, так и на транскрипцию ДНК (Ананьев, Гвоздев, 1974; Pays et al., 1985).

В одном из дальнейших исследований были изучены на молекулярном уровне последовательности ДНК, участвующие в наиболее резко выраженных хромосомных перестройках среди всех, известных у высших млекопитающих. Объектом для этого исследования были выбраны олени (сем. Cervidae), так как они отличаются наиболее сильной изменчивостью по числу хромосом: у самки мунтжака (*Muntiacus muntjak*) $2n=6$, а у самца $2n=7$; у северного оленя (*Rangifer tarandus*) $2n=70$.

Последовательность ДНК оленя, состоящую из 990 пар оснований, гибридизовали по Саузерну с суммарной ядерной ДНК мунтжака (Lima-de-Faria et al., 1984). Затем из клеток благородного оленя (*Cervus elaphus*, $2n=68$) выделили последовательность из 770 пар оснований. Эту последовательность клонировали и гибридизовали по Саузерну с суммарной ядерной ДНК других видов Cervidae, а также гибридизовали in situ с метафазными хромосомами *M. muntjak* и *C. elaphus*. Это позволило установить, распределяется ли данная последовательность ДНК в условиях сильнейшей перестройки хромосом, происшедшей у *C. elaphus*, случайным образом или же она продолжает занимать свое положение в соответствии с хромосомным полем (Lima-de-Faria et al., 1986).

Оказалось, что клонированная последовательность ДНК занимает прежнее положение в участке около центромер как у *C. elaphus* ($2n=68$), так и у *M. muntjak* ($2n=7$, самец) (рис. 17.1 и 17.2). Кроме того, гены рРНК и центромеры также оставались на прежних местах, несмотря на сильную хромосомную перестройку (табл. 17.2 и рис. 17.3). Результаты этих экспериментов подтверждают предсказания теории хромосомного поля, согласно которым каждая последовательность занимает оптимальное положение в центромеро-теломерном поле и стремится занять это положение после хромосомной перестройки.

Концепция хромосомного поля превратилась в теорию, потому что с течением времени она позволила сделать ряд предсказаний, подтвердившихся при экспериментальной проверке.

В свете представленных здесь данных нет оснований считать, что любая последовательность ДНК должна всегда занимать строго определенное положение в пределах поля при переносе из одной хромосомы в другую. Известная свобода перемещения необходима, иначе эволюция была бы невозможна. Теория не допускает лишь случайной перестройки последовательностей ДНК. Более того, она подчеркивает, что поведение этих последовательностей следует законам, действующим на молекулярном уровне, которые обязывают их всегда занимать

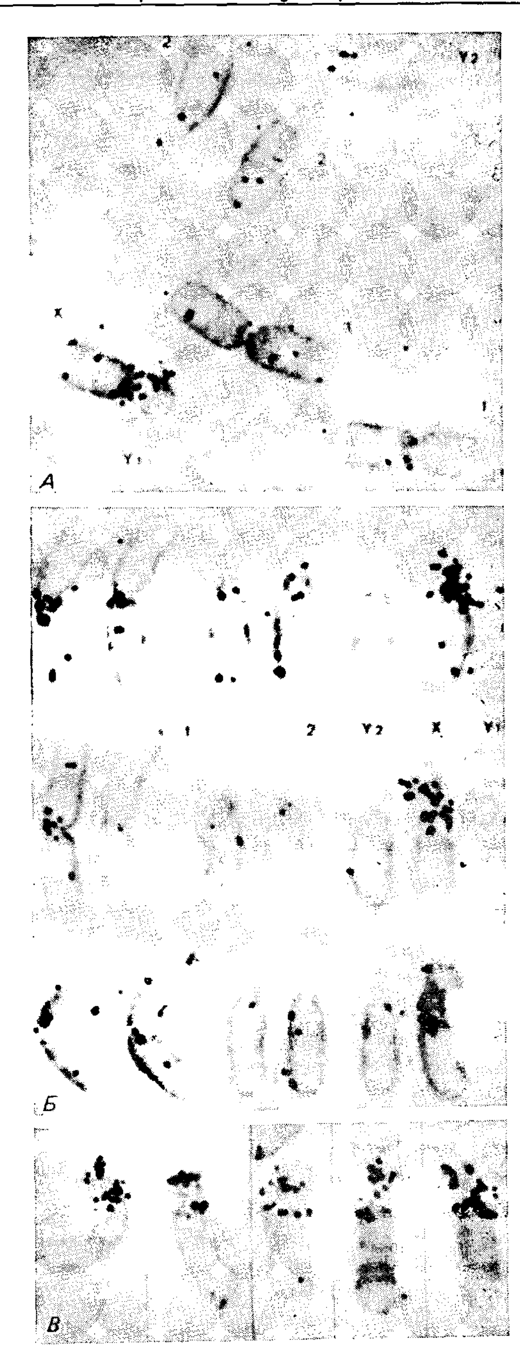
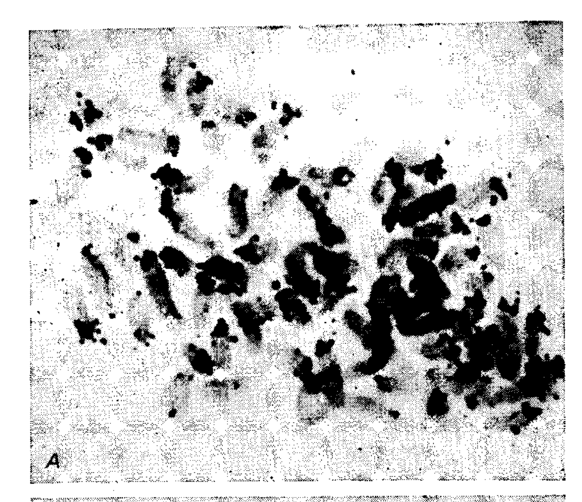


Рис. 17.1. Семь хромосом мунтжака (*Muntiacus muntjak*) в метафазе митоза. ДНК хромосомного диска благородного оленя (*Cervus elaphus*), содержащая 770 пар оснований, клонировали в плазмиде pBR322, осуществляли ник-трансляцию в присутствии трития и гибридизовали in situ с хромосомами мунтжака (Lima-de-Faria et al., 1986). *А*. Клетка в метафазе; видно накопление метки в областях плечей Х-хромосомы вблизи центромеры. *Б*. Кариотипы трех клеток, в которых видно значительное накопление метки в участках Х-хромосомы вблизи центромеры и слабое накопление в тех же участках хромосомы I. *В*. Пять Х-хромосом, на которых видно, что метка накапливается не в центромере, а в участках плечей по обе стороны от нее.



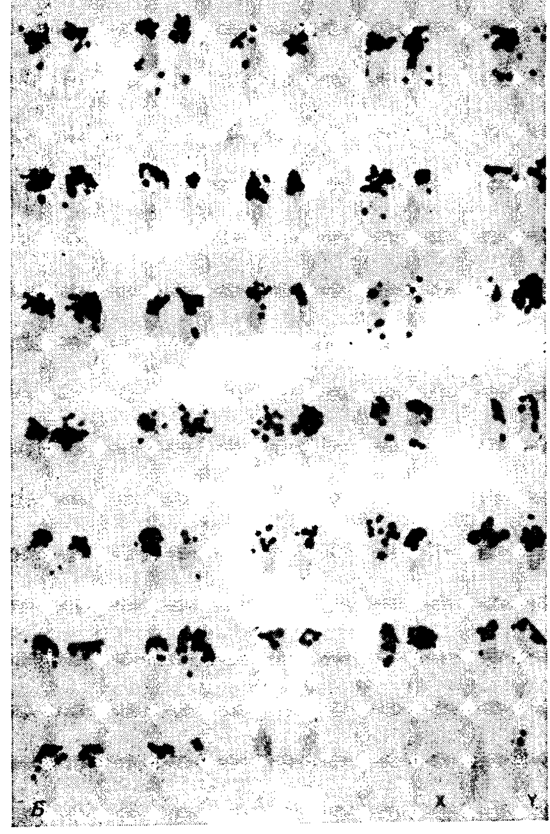


Рис. 17.2. 68 хромосом самца благородного оленя (*Cervus elaphus*) в метафазе митоза (Lima-de-Faria et al., 1986). Использована та же проба ДНК, меченная тритием, что и в предыдущем эксперименте (рис. 17.1). В 64 аутосомах и в хромосомах X и Y центромеры терминальные; только в двух крупных аутосомах онн медиальные. *А*. Клетка, в которой у большинства хромосом метка накопилась вблизи центромеры. *Б*. Кариотип из другой клетки: 64 телоцентрические хромосомы расположены в зависимости от их длины и у всех у них метка сконцентрирована вблизи центромеры единственного плеча. В двух крупных метацентрических хромосомах в конце нижнего ряда метка отсутствует; в X-хромосоме — самой крупной в наборе — метка также отсутствует, а в Y-хромосоме ее можно видеть вблизи центромеры.

Таблица 17.2. Экспериментальные данные, полученные на разных видах оленей и показывающие строгую упорядоченность хромосомных перестроек. Клонированные последовательности ДНК, центромеры и гены рРНК, несмотря на сильнейшие хромосомные перестройки, сохраняют свое местоположение в хромосомах, как и предсказывает теория хромосомного поля (Lima-de-Faria et al., 1986)

Последовательности ДНК	Расположение при большом числе хромосом	Метод	Расположение при небольшом числе хромосом	Тип распределения
Клонированная последовательность ДНК из 770 пар оснований	*Cervus elaphus* (2*n*=68) В проксимальных участках плечей вблизи центромер у 65 хромосом	Гибридизация по Саузерну и гибридизация in situ (Lima-de-Faria et al., 1986)	*Muntiacus muntjak* (2*n*=7, самец). В проксимальных участках плечей вблизи центромер в хромосомах X и I	Неслучайное Сохраняется распределение в проксимальных участках плечей вблизи центромеры
Центромеры	*Muntiacus reevesi* (2*n*=46) На одном конце у всех 46 хромосом	Центромероспецифичная сыворотка Проба с флуоресцентной меткой (Brinkley et al., 1984)	*Muntiacus muntjak* (2*n*=7, самец) Вместе с другими центромерами образуют ряды в виде линейно расположенных бусин, составляющих гигантские центромеры во всех хромосомах	Неслучайное Центромеры не элиминируются и сохраняют свое местоположение
Гены рРНК	*Cervus elaphus* (2*n*=68). В четырех крупных хромосомах организаторы ядрышка располагаются вблизи теломер	Гибридизация in situ с РНК и окраска серебром (Pardue, Hsu, 1975; Goldoni et al., 1984)	*Muntiacus muntjak* (2*n*=7, самец). В хромосоме I организаторы ядрышка располагаются вблизи теломеры, а в хромосомах Y_2 и X — в медиальных участках плечей	Неслучайное. Одна группа рибосомных генов остается вблизи теломер, а другая занимает медиальное положение в плечах

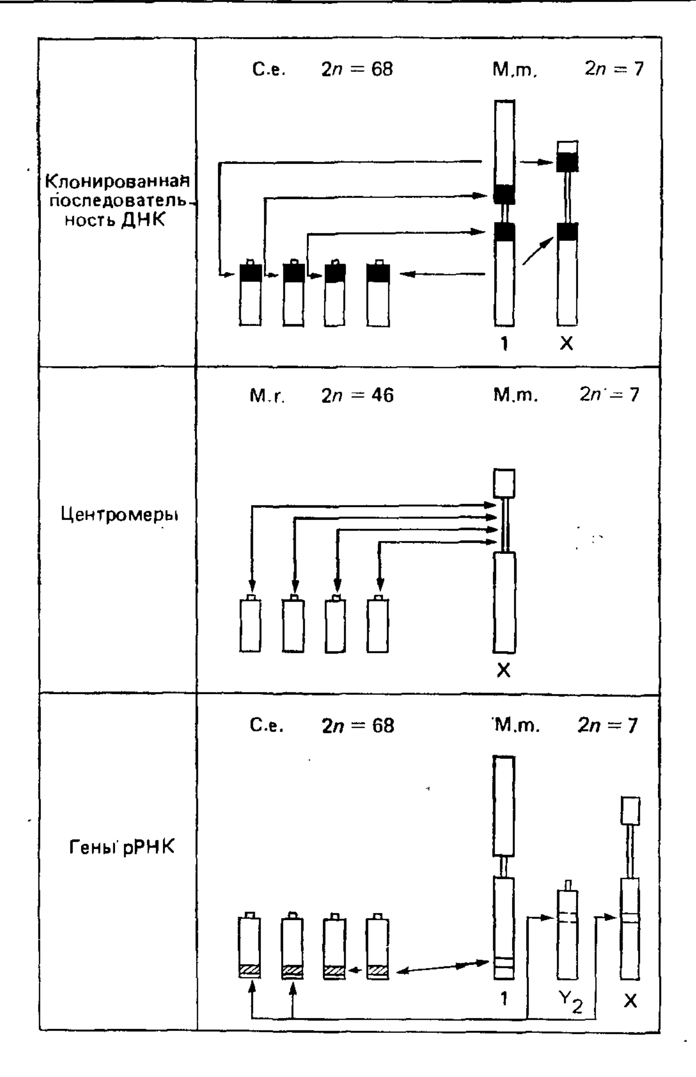


Рис. 17.3. Схема, в которой суммированы данные, свидетельствующие о жесткой упорядочениости хромосомных перестроек (Lima-de-Faria, 1986). Последовательности ДНК, центромеры и гены, кодирующие рРНК, при клонировании, несмотря на коренные хромосомные перестройки, сохраняют свое местоположение в хромосоме, что соответствует предсказаниям теории хромосомного поля. Для простоты на схеме представлены только по четыре из 68 хромосом *Cervus elaphus* и 46 хромосом *Muntiacus reevesi*. По этой же причине изображены лишь некоторые из хромосом *M. muntjak*. Объяснеиия см. в табл. 17.2. Стрелки показывают, что перестройки могут происходить в обоих направлениях, т. е. как от высокого числа хромосом к низкому, так и в обратную стороиу.

оптимальную территорию в центромеро-теломерном поле, и что эта территория связана с их функциями.

Прерывистый ген как частный случай хромосомного поля

Полученные за последнее время молекулярные данные о строении генов у высших организмов не подтверждают представления о хаотичности хромосом, а указывают на строгую упорядоченность в строении генов.

У эукариот большинство генов состоит из нетранскрибируемых участков ДНК (интронов), разделенных участками, которые транскрибируются и транслируются (экзоны). Число интронов может достигать 16, как, например, у куриного гена, кодирующего белок овотрансферрин (Chambon, 1981). мРНК образуется путем сплайсинга РНК из экзонов. Процесс соединения участков РНК, происходящих из обособленных экзонов, отличается выраженной упорядоченностью. При сборке они соединяются соответствующими концами и в нужной последовательности (Rogers, 1985; Gilbert, 1985).

Прерывистый ген представляет собой частный случай хромосомного поля. Первый выявляет упорядоченность в пределах гена, а второе — в пределах хромосомы.

Хромосома поддерживает постоянство, вводит новшества и производит разведку, пользуясь собственными средствами

Хромосоме не нужен отбор для того, чтобы поддерживать постоянство, вводить новшества или производить разведку. Она содержит в себе все механизмы, необходимые для осуществления этих трех процессов. Поддержание постоянства и введение новшеств — функции антагонистические, но в мире молекул можно найти множество примеров антагонизма. Один из них — антагонизм или ингибирование гормонов, как в случае взаимно противоположных и ингибирующих действий андрогенов и эстрогенов (ср. White et al., 1964).

Поддержание постоянства достигается путем сохранения генных последовательностей. В этом участвует несколько механизмов: 1) репарация ДНК, состоящая в замене тех оснований, которые неправильно включились или модифицировались (Cooper, Hanawalt, 1972; Braun, Grossman, 1974; Friedenberg, 1985); 2) коррекция, осуществляемая ДНК-полимеразой, которая вырезает участки ДНК, непригодные для репликации (Kornberg, 1986); 3) элиминация целых хромосомных участков, целых хромосом и целых хромосомных наборов. Такая элиминация — упорядоченный процесс, которому предшествуют маркировка и узнавание на молекулярном уровне (Crouse, 1979).

Введение новшеств, или создание новых генных последова-

тельностей, хорошо установлено на молекулярном уровне. Ген иммуноглобулина создан хромосомой с использованием тривиальных молекулярных механизмов. Две последовательности ДНК, которые в клетках зародышевой линии мышей непосредственно не функционировали, т. е. не транскрибировали РНК, а поэтому не могли рассматриваться как структурные гены, объединяются при помощи перестроек в соматических тканях, в результате чего они становятся активными и образуют ген иммуноглобулина (Tonegawa et al., 1977). Избыточность и амплификация также представляют собой процессы, ведущие к новшествам. Они не только увеличивают число копий генов, но и порождают новые взаимодействия между существующими генами, модифицируя их активность (Becak et al., 1978; Malva et al., 1972).

Разведка заключается в переводе генетических путей на новые функциональные направления. В сущности хромосомы постоянно исследуют возможности новых решений. ДНК можно расщеплять и воссоединять. Это замечательное свойство лежит в основе всех хромосомных перестроек, выражающихся в таких странных формах, как транслокации, инверсии, дупликации и делеции. Они не кажутся нам странными лишь потому, что происходят так часто в отдельных хромосомах и между ними. Новые функции, которые приобретают гены в результате некоторых из этих перестроек, приводят к образованию новых функциональных направлений (Lima-de-Faria, 1983; Lima-de-Faria et al., 1986). Важно отметить, что хромосома осуществляет все это в пределах собственных границ и с помощью собственных молекулярных механизмов. Для этого ей необходимо лишь оставаться в клетке, из которой она черпает необходимые молекулы.

Как клетка противодействует среде и избегает гибели

Плазмиды — это примитивные хромосомы, ведущие себя как независимые единицы. Они имеют собственную систему репликации и содержат собственные гены.

Передаваясь с помощью конъюгации от одной бактериальной клетки другой, плазмиды избегают воздействия среды. Плазмида может содержать гены, позволяющие клетке-реципиенту выжить за счет клетки-донора. Как пишет Новик (Novick, 1980), «у плазмид в процессе эволюции выработалась способность выживать независимо от судьбы их вида-хозяина — нечто совершенно немыслимое в рамках эволюции путем естественного отбора для элемента, который был просто компонентом генома отдельного организма». Клетка погибает, но хромосоме, выживание которой должно было бы целиком зависеть

от ее существования в клетке, удается выжить.

У плазмид наблюдается и другое свойство, которое дает возможность бактериальной клетке выжить. Их гены устроены таким образом, что они обеспечивают как генетическую стабильность, так и генетическую пластичность. Вирусы с трудом приобретают новые гены, но плазмиды делают это, сохраняя механизмы, регулирующие их репликацию. Способность плазмид приобретать новые гены и перераспределять старые позволяет бактериальной клетке преодолевать многие трудные физиологические ситуации. Эта способность к обновлению — прямой продукт их молекулярного строения.

Добавочные, или В-хромосомы высших организмов, имеющиеся у сотен видов растений и животных, обеспечивают выживание эукариотической клетки примерно таким же образом, как это делают плазмиды в случае бактериальной клетки. У добавочных хромосом имеются собственные механизмы увеличения численности, такие как нерасхождение, и собственные генетические эффекты, усиливающие рекомбинацию (Ward, 1973), подавляющие конъюгацию (Evans, Macefield, 1972), влияющие на частоту образования хиазм (Brandham, Bhattarai, 1977) и ведущие к элиминации хромосом (Rhoades et al., 1967). Благодаря этим эффектам они служат источником генетических новшеств. Они дают возможность эукариотической клетке справляться с условиями новых сред, не изменяя своего основного набора хромосом, т. е. нормального их комплемента, подобно тому как бактериальная клетка использует свои плазмиды, оставляя собственную хромосому относительно неизменной.

У эукариотической клетки есть другие способы противостоять среде. Амплификация генов была первоначально обнаружена и широко изучалась в ооцитах сверчка *Acheta* (Lima-de-Faria et al., 1968; Lima-de-Faria, 1969, 1974a) и амфибии *Xenopus* (Brown, David, 1968). Создание более тонких методов позволило обнаружить это явление в соматических клетках, выращиваемых в стрессовых условиях. Эти генные амплификации наблюдаются относительно часто в клетках млекопитающих, выращиваемых в культуре, и затрагивают многие гены, в частности гены дигидрофолатредуктазы, металлотионеина, глутаминсинтетазы, орнитиндекарбоксилазы и других (Schimke, 1984). Примером служат клетки легкого китайского хомячка (*Cricetulus griseus*), которые выращивали в среде, содержавшей хлорид кадмия и опухолеродные вещества. Число генов металлотионеина увеличилось в этих клетках в пять раз, повысилось и содержание мРНК (Hayashi et al., 1984). Клетки избегают действия неблагоприятных условий, создаваемых химическими факторами, изменяя число генов и количество мРНК для многих последовательностей ДНК.

Глава 18

Как организм, вид и тип противодействуют среде и избегают гибели

Одноклеточный организм избегает воздействий среды, используя строение своих хромосом

Недавнее исследование на одном из простейших (трипаносоме) показало, что этот организм и его хромосомы обладают чрезвычайно эффективными способами избегать воздействий среды. Трипаносома — паразит, обитающий в крови человека и других млекопитающих; один из его видов (*Trypanosoma gambiense*) вызывает сонную болезнь. Промежуточным хозяином служит муха цеце, переносящая трипаносому от одного млекопитающего к другому. Паразит живет в крови и избегает действия иммунной системы животного путем постоянного переключения на новые гены, кодирующие новые поверхностные антигены, которые расположены на оболочке, покрывающей клеточную мембрану трипаносомы. Эта оболочка состоит из молекул гликопротеина, одинаковых у всех особей данного клона, но различающихся по аминокислотным последовательностям в разных клонах. Эти варьирующие гликопротеины и представляют собой поверхностные антигены, продуцируемые особыми генами.

Популяция паразитов, несущих определенный антиген, пролиферирует в кровяном русле в течение нескольких дней. В ответ на это иммунная система хозяина вырабатывает антитела против поверхностных антигенов, убивая бо́льшую часть паразитов. Однако у нескольких особей внезапно экспрессируются новые гены, синтезирующие другие антигены. Таким образом возникает новая популяция клеток, способная выжить до тех пор, пока иммунная система хозяина не создаст новых антител. Простейшие продолжают экспрессировать новые гены при каждом сокращении своей популяции в десять раз, и таким образом устанавливается перманентный цикл инфекции. Изучение этих генов на молекулярном уровне показало, что они образуют добавочные копии, которые экспрессируются, если в результате спонтанной транслокации оказываются вблизи теломер. Расположение у теломеры имеет решающее значение для экспрессирования нового гена (Donelson, Turner, 1985; Pays et al., 1985).

Это указывает на важную роль организации хромосомы в экспрессии генов у эукариот.

Описанные эксперименты позволяют сделать ряд выводов.

1. Эукариотический организм, даже если это одноклеточное, способен противостоять воздействиям среды и избежать гибели.

2. Трипаносома находится во вполне определенной среде — в крови, и эффективно реагирует на неблагоприятные условия этой среды.

3. Трипаносоме удается сделать это благодаря строению и молекулярной организации своих хромосом.

4. Хромосомы обладают способностью продуцировать новые гены всякий раз, когда продукты прежних генов угрожают существованию и выживанию данного вида.

5. Хромосомы реализуют эту возможность: а) создавая новые копии генов; б) перемещая их путем транслокаций; в) помещая гены вблизи теломер, контролирующих генную экспрессию.

Эволюционные процессы этого типа направляются и канализируются молекулярным строением и организацией хромосом, координированными с молекулярными свойствами клеток.

Как многоклеточный организм противодействует воздействию среды и избегает гибели

Принято считать, что развитие организма регулируется множеством генов, вступающих в действие при оплодотворении яйцеклетки. Дифференцировка клеток и органогенез рассматриваются как результат дифференциальной активности генов и хромосом.

Если бы дело обстояло таким образом, то организм едва ли смог бы эффективно избежать воздействия среды. Он был бы всецело подвластен мутациям и активации генов, носящим, как полагают, случайный характер. Возникающий в таких условиях структурный паттерн был бы очень сильно подвержен воздействиям той среды, в которой организм развивается и растет.

Как показал молекулярный анализ этих процессов, ситуация на самом деле совершенно иная. Данные, полученные из нескольких источников, свидетельствуют о том, что развитие канализируется молекулярными событиями, происходящими перед оплодотворением.

1. Белковый синтез на ранних стадиях развития направляется мРНК, образовавшейся до оплодотворения, т. е. при формировании ооцита. У амфибий бóльшая часть информации, необходимой для развития важнейших органов, создается еще в материнском организме (Brachet, 1974).

2. Изучение межвидовых гибридов амфибий и морских ежей показывает, что на ранних стадиях развития используются материнские РНК. Активность отцовских генов проявляется у морских ежей во время гаструляции или после нее. У амфибий отцовские признаки появляются еще позднее, только после завершения гаструляции (Badman, Brookband, 1970). В экспериментах, в которых хромосомы яйца удаляли, а хромосомы сперматозоида разрушали облучением, зародыши лягушки развивались по крайней мере до стадии бластулы в отсутствие синтеза эмбриональной РНК (Berill, Karp, 1976).

3. Неоплодотворенное яйцо, начиная свой независимый морфогенез, располагает еще одной группой уже готовых макромолекул — белками, которые были синтезированы заранее, во время оогенеза. Неполноценную цитоплазму мутантных аксолотлей можно нормализовать, если ввести в яйца цитоплазму нормальных яиц. Предполагается, что при этом она получает недостававший ей белок, синтезируемый в нормальном яйце до оплодотворения (Briggs, 1973).

Начальные стадии эмбрионального развития могут протекать без участия большинства генов и хромосом. Молекулярная информация создается на стадиях, предшествующих оплодотворению, таких как мейоз женских половых клеток (Brown, Schlissel, 1985). Продукты, образующиеся во время редукционных делений, представляют собой, очевидно, результат координированной активности генов; важно отметить, однако, что после того, как гены обеспечат синтез соответствующих мРНК, а последние в свою очередь синтез соответствующих белков, эти белки могут в дальнейшем действовать самостоятельно, подчиняясь одним лишь правилам самосборки. Эмбриональное развитие — это, в сущности, каскад молекулярных событий, которые предопределены и твердо установлены и которые заставляют организм уклоняться от воздействий среды.

Такое положение вещей приводит к тому, что в процессе морфогенеза структуры органов образуются еще до того, как растение или животное начинает их использовать. С наступлением весны появляются почки, в которых заключены миниатюрные листья. Листья быстро распускаются и увеличиваются в размерах, причем главным образом за счет удлинения клеток, а не клеточного деления, происходившего в основном до наступления весны. Цветки многих растений, например тюльпанов, также достигают своей дефинитивной формы, еще находясь в луковице, а с приближением теплой погоды лишь прорастают и достигают конечных размеров. Точно так же, когда бабочка вылетает из кокона, ей нужно лишь несколько минут, чтобы расправить крылья и остальные части тела, которые были плотно упакованы, но «готовы к употреблению».

Ничего не делается наспех, все подготовлено заранее и следует по строго определенным и твердо установленным каналам. Не может быть лучшего пути для того, чтобы противостоять среде и избежать гибели на уровне организма.

Как данный вид противодействует среде

Очень немногие уровни биологической организации рассматривались в связи с проблемой эволюции так глубоко, как вид. Его определение, его происхождение и процесс его трансформации были ключевым моментом всех интерпретаций эволюционного процесса. Поэтому слабость неодарвинизма выступает здесь особенно явно, ибо никто не может в настоящее время точно указать те механизмы, которые лежат в основе видообразования и эволюции. Этой теме посвящено множество книг. Весьма показательно, что Дарвин не назвал свой труд «Механизм эволюции», как он мог бы сделать, а озаглавил его «Происхождение видов». Для него, как и для последующих поколений эволюционистов, решающим уровнем был вид.

Посмотрим теперь, каким образом вид избегает воздействий среды.

1. *Случайность не была контролирующим фактором в создании мутаций, ведущих к образованию новых видов.* В этом аспекте особенно широко изучается дрозофила, и результаты исследований склоняют в пользу неслучайности. На это указывает замечательная стабильность кариотипа у всех 2000 изученных видов дрозофилы. Хромосомы сохраняют неизменную основную конфигурацию: 5 пар имеют форму палочек и 1 пара — форму точек. Филогенетические связи между разными видами можно установить на основании анализа структурных перестроек, происходивших в процессе эволюции, что позволяет построить филогенетическое древо рода *Drosophila* (Stone, 1962). Это показывает, что хромосомные мутации происходят неслучайным образом. Если бы кариотип эволюционировал случайным образом, то создать филогенетическое древо, основанное на хромосомных перестройках, было бы невозможно. Стоун указывает, что частота перестроек некоторых типов, обнаруженных у этого рода, сильно отличается от тех относительных частот, которые можно ожидать при случайном характере разрывов и воссоединений.

2. *Крупные хромосомные изменения, по-видимому, нельзя считать главным фактором видообразования.* Карсон и др. (Carson et al., 1967) были одними из немногих, задавших вопрос: сколь велик вклад изменений кариотипа в формированне нового вида? Проанализировав митотические и политенные хромосомы 22 видов дрозофилы Гавайских островов, они обнару-

жили, что хотя видообразование сопровождалось выраженной морфологической дивергенцией, никаких изменений метафазного кариотипа не наблюдалось, а в политенных хромосомах были выявлены лишь умеренные изменения, обусловленные инверсиями. Такой консерватизм кариотипа привел Карсона к мысли о том, что крупные хромосомные различия, наблюдаемые между разными видами, представляют собой случайные побочные результаты видообразования.

3. *Виды формируются до того, как происходит адаптивная дивергенция.* Готлиб (Gottlieb, 1976, 1986), а также Рус и Готлиб (Roose, Gottlieb, 1976) подчеркивают, что результаты недавних исследований видообразования противоречат тому, что они называют «ортодоксальной теорией» эволюции. Согласно этим авторам, с точки зрения «нового синтеза» между пространственно изолированными популяциями репродуктивная изоляция возникает в результате адаптивной дивергенции. Считается, что для возникновения нового вида необходимо: 1) появление генетических особенностей, заметно отличающихся от имевшихся в родительском поколении; 2) значительное изменение генетической конституции; 3) постепенное развитие событий; 4) длительный период времени. В настоящее время ни одно из этих условий не имеет силы. Появление диплоидных и тетраплоидных растений сделало возможным изучение генетических и биохимических событий, участвующих в видообразовании. Это позволило провести решающий тест, так как появилась возможность идентифицировать отдельный вид вскоре после его образования. Такие новые виды выявлены у *Clarkia* (Lewis, 1973), *Stephanomeria* (Gottlieb, 1973) и *Gaura* (Raven, Gregory, 1972).

Вырисовывается следующая картина: 1) у диплоидных однолетних видов растений могут наблюдаться небольшие генетические отличия от их предков; 2) по прошествии незначительного времени после своего образования виды представляют собой лишь некие генетические варианты своих предков, обладая лишь несколькими аллелями, характерными для их собственного генома, или вовсе не имея таких аллелей; 3) и у растений, и у животных, таких как пестрокрылки (сем. Tephritidae; Bush, 1974), видообразование может происходить быстро; 4) у образующихся при этом новых видов не наблюдается адаптивной дивергенции. Видообразование у многих диплоидных однолетних растений происходит до того, как они приобретут ясно выраженные адаптации. Готлиб (Gottlieb, 1976) сформулировал это следующим образом: «Фактические данные не подтверждают ортодоксальную точку зрения, что генетические последствия видообразования непременно состоят в воссоздании генома производного вида. По-видимому, происходит как раз обратное, во

всяком случае у однолетних растений». Готлиб отвергает также гипотезу, выдвинутую Добржанским и др. (Dobzhansky et al., 1977) и другими авторами о том, что для видообразования необходимо генетическое воспроизведение. По Готлибу, «виды с самого своего возникновения не могут выйти за пределы репертуара фенотипического полиморфизма, уже имеющегося у их предков».

Как мы увидим в гл. 21, сходная ситуация наблюдается у приматов. Изучение аминокислотных последовательностей белков и ДНК/ДНК-гибридизации показывает, что генетические различия между шимпанзе и человеком составляют менее 1,1%. Видообразование у человекообразных обезьян затрагивает главным образом регуляторные участки ДНК, а не структурные гены.

Как тип противодействует среде

Что представляет собой тип в эволюционном и генетическом смысле? Согласно Холмсу (Holmes, 1979), тип — это «высший таксон, в который входят растения или животные, построенные по единому общему плану и считающиеся родственными между собой». Очень важно именно то, что они построены по сходному плану. Какая физическая или молекулярная система ответственна за поддержание этого плана? Такой вопрос раньше, по-видимому, не возникал, поскольку неодарвинисты относили сходство организмов просто на счет отбора, а виталисты — на счет какого-то процесса, не связанного с физическими явлениями. Оба подхода отражают попытку уклониться от поисков истинного механизма.

Типы, очевидно, избегают воздействия среды в основном по следующим причинам.

1. Они образуются не путем постепенных и небольших изменений, как это считают дарвинисты, но в результате внезапного и одновременного возникновения новых форм. Примеров можно привести много. Так, плацентарные млекопитающие появились одновременно по крайней мере в 12 группах. Происхождение млекопитающих, так же как и происхождение насекомых и цветковых растений, нельзя связать с какой-либо стадией постепенного перехода. Симпсон (Simpson, 1944) утверждает, что у всех 32 отрядов млекопитающих «разрыв столь резок и столь велик, что вопрос о происхождении отряда служит предметом спекуляций и споров». Он добавляет: «Это регулярное отсутствие переходных форм наблюдается не только у млекопитающих, но почти во всех группах, как уже давно заметили палеонтологи».

2. В единственной клетке Protozoa уже имеется бо́льшая часть тех дифференцировок, которые в дальнейшем воплощаются в клетки и органы Metazoa (Lima-de-Faria, 1980). Четыре основные ткани Metazoa уже присутствуют у парамеции в форме нервных фибрилл, пищеварительной системы (ротовая область или перистом, трубковидная глотка и анальная пора), глазного пятна с амилоидной линзой, выделительной системы и дифференцировки зародышевой плазмы и сомы в форме микро- и макронуклеуса. Следовательно, трансформация Protozoa в Metazoa происходит главным образом путем распределения того, что уже имелось в спрессованном виде в одной клетке, по специализированным клеткам и тканям. Новый тип был сформирован в структуре предшествующего типа.

3. Такое предвосхищение принимает многие другие формы. Брюхоногие — это один из классов моллюсков. Многие из них живут в море, и в некоторых группах копуляция отсутствует: самка откладывает яйца в воду, где и происходит оплодотворение. В семействах Ceritidae, Neritidae и в других группах у самцов имеется пенис, а у самки — влагалище. Пенис представляет собой длинный цилиндрический вырост, связанный с простатой, выделяющей семенную жидкость (Barnes, 1980). Хотя эти животные относятся к беспозвоночным, они уже приобрели некий орган — пенис, который лишь спустя миллионы лет широко распространился у высших позвоночных, таких как млекопитающие. В море пенис не нужен, потому что сперма легко настигает яйцо, плавающее в воде. На суше у большинства птиц копуляция происходит клоака в клоаку; пенис имеется только у нескольких видов (Perrins, 1976). Таким образом, появление пениса у некоторых птиц и почти у всех млекопитающих, возможно, было обусловлено тем, что молекулярные процессы, ответственные за его создание у брюхоногих, внезапно вновь проявились в том новом сочетании, которое формирует фенотипы птицы и млекопитающего.

4. Другая биологическая структура, также появившаяся прежде, чем она получила широкое распространение,— это перо, которое к тому же возникло до того, как стало использоваться в полете. Текодонты — группа рептилий, предшествовавших динозаврам. У *Longisquama* и *Sordus pilosus* уже имелись структуры, которые рассматриваются как примитивные перья (нитевидные перья); эти животные жили в среднем триасе и ранней юре соответственно. Археоптерикс, которого считают первой птицей, появился не раньше конца юры (Bakker, 1982). Как указывает Тейлор (Taylor, 1983), «в большинстве случаев модификация возникает раньше, чем функция».

5. Согласно Гольдшмидту (Goldschmidt, 1940), эволюция шла от типа к виду, а не от вида к типу, как полагают дар-

винисты, когда они утверждают, что возникновение новых видов путем отбора лежит в основе новшеств в эволюции. Позднее Гольдшмидт писал (Goldschmidt, 1955): «Эволюционисты неодарвинистской школы допускают, что факты, установленные на внутривидовом уровне, можно просто распространить на всю эволюцию. Это означает, что создание разнообразия путем отбора мелких мутационных отклонений и их накопления медленно формирует виды из подвидов, роды из видов и так далее вплоть до типов. Я неоднократно обсуждал это заключение и старался показать многочисленные трудности, с которыми оно сталкивается».

Часть V

Изменения, порождаемые средой

Глава 19

Изменения, обусловленные физическими факторами

Независимость от среды и зависимость от нее

В предыдущей главе мы говорили о высокой степени независимости от среды, проявляемой биологическими процессами.

К сожалению, проблема эволюции непроста, иначе она давным давно была бы разрешена. Независимость от среды велика, но не абсолютна. Эта частичная зависимость была и продолжает оставаться источником недоразумений в понимании и формулировке эволюционных проблем.

Среда оказывает свое действие в то самое время, когда это действие встречает противодействие. Необходимо изучить оба эти эффекта, с тем чтобы оценить их относительные роли в эволюции. У большинства, если не у всех, биологических процессов имеется антагонистический двойник. Мы рассмотрим сейчас «оборотную сторону медали» — влияние среды на организмы.

Биологические часы как пример реликтового физического импринта

Можно привести много примеров влияния физико-химических факторов на строение и физиологические функции (включая поведение) организмов. Однако данных, которые свидетельствовали бы о реликтовом импринте физико-химических процессов в организации клетки, не так много. Для выявления таких примеров необходимо располагать более обширными знаниями, а приобретать их мы начинаем только сейчас.

Одним из примеров такой реликтовой метки можно, по-видимому, считать биологические часы, поскольку они обладают следующими характеристиками.

1. Биологические часы — это система отсчета времени, которой наделены отдельные клетки и целые организмы. Она выражается в ритмах физиологической активности и поведения.

2. Этот часовой механизм эндогенен, т. е. ритм сохраняется при изоляции животного от всех временных сигналов, которые могли бы поступать из среды.

3. Синхронность между внутренними часами и ритмом событий, происходящих в среде, обеспечивается вторичным координатором времени. Если изолировать животное от внешнего регулятора времени, то часы слегка сбиваются с ритма, нарушая синхронность с ритмом среды. Какой-либо внешний фактор, например незначительное изменение температуры, может предотвратить сбой.

4. Предполагается, что часы данного организма слагаются из часов составляющих его клеток. Ритмическое поведение наблюдается у одиночных клеток, например у эвглены (Protozoa), паттерн активности которой синхронизирован с движением Солнца. Этот ритм сохраняется при содержании клеток в полной темноте (McFarland, 1981).

Я рассматриваю биологические часы как реликтовую физическую метку по следующим причинам: 1) они эндогенны; 2) они содержатся в клетках; 3) они универсальны. Иными словами, эти часы, очевидно, представляют собой тот ключ, запечатленный на реликтовой форме для отливки клетки, который заставляет клетку ощущать время. Время — это трудно уловимое свойство организации Вселенной, но именно по этой причине — самое важное из всех.

Фотопериодизм — ключ к пониманию первичного взаимодействия между средой и физическим импринтом

Биологические часы — не изолированная система. Они действительно функционируют как ретрансляционная станция, получающая информацию с одного уровня и передающая ее на другой уровень.

Фоторецепторы представляют собой молекулярные антенны, передающие биологическим часам информацию о событиях, происходящих во внешней среде. С развитием многоклеточных организмов эти часы приобрели еще один механизм, позволяющий передавать такую информацию клеткам, которые теперь, во взрослом организме, отделены от них достаточно большим расстоянием. Эти механизмы называют гормональными эффекторами (Saunders, 1984).

Смена дня и ночи (С—Т-цикл на рис. 19.1) воспринимается фоторецептором, который информирует животное, светло или темно вокруг. Биологические часы в свою очередь измеряют длину дня. Затем гормоны передают эту информацию организму.

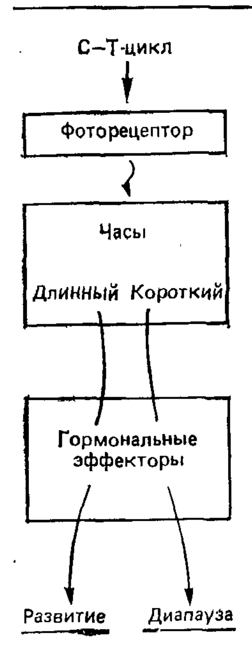


Рис. 19.1. Схема последовательных событий, безусловно необходимых для фотопериодической регуляции выделения гормонов, контролирующих наступление диапаузы и развитие (цикл Свет — Темнота) (Saunders, 1984). Фоторецептор информирует животное о времени суток, а биологические часы измеряют длину дня. Гормоны передают эту информацию организму.

Генетический код — система, сходная с часами, поскольку как одна, так и другая служат ретрансляционными станциями

Генетический код, подобно часам, служит ретрансляционной станцией, куда поступает информация одного типа и откуда она передается на другой уровень. Общепризнано, что до того, как белковый синтез стал направляться кодом, этот процесс был автокаталитическим. В первичном бульоне образование прото-РНК, прото-ДНК и полипептидов происходило с использованием простых источников энергии (см. гл. 14 и 17). Код возник позднее, на стадии «кристаллизации» путей клеточного метаболизма. На следующем (третьем) этапе в результате образования ядерной оболочки рибосомы были отделены от ДНК. Этот третий уровень активности находится в цитоплазме, вдали от местонахождения кода. мРНК, как и гормоны, преодолевают большие расстояния, перемещаясь между ядром и цитоплазмой.

Хорошо установлено, что синтез ДНК инициируется специфическими химическими сигналами, исходящими от среды или от других клеток. Это было показано в экспериментах по гибридизации клеток, находящихся на разных стадиях клеточного цикла (Ringertz, Savage, 1976). Ионы магния, натрия и кобальта оказывают воздействие на конденсацию ДНК, а следо-



Рис. 19.2. Генетический код представляет собой систему, сходную с биологическими часами, поскольку обе эти системы служат «ретрансляционными станциями». Синтез ДНК инициируется определенными химическими сигналами, поступающими из окружающей среды, а ионы индуцируют синтез РНК, т. е. транскрипцию определенных генов. Таким образом, синтез ДНК или какого-либо определенного белка зависит от условий внешней среды. (Схема составлена автором.)

вательно, и на ее функцию, обусловленную взаимодействием с гистонами (Rao, Johnson, 1971; Widom, Baldwin, 1980; Belmont, Nicolini, 1981). Кроме того, ионы натрия и калия индуцируют синтез РНК на определенных генах в хромосомах двукрылых (Kroeger, Müller, 1973). Следовательно, код не может функционировать как независимая система, изолированная от среды. Он вступает в действие, получив из внешней или внутриклеточной среды информацию о том, когда ему следует продуцировать новую нуклеиновую кислоту или белок (рис. 19.2).

Биологические часы имеют дело главным образом с элементарными частицами (протоны и электроны) и низкомолекулярными соединениями (гормоны), а код — с атомами (ионами) и макромолекулами (ферменты, РНК и структурные белки). И часы, и код служат мостами между внешней и внутренней средой.

Последствия изменений силы тяготения

Пейджельс (Pagels, 1985) указывает, что сила тяготения, действующая на Землю в настоящее время, оказывает на нее влияние, которое могло бы быть совершенно иным, если бы величина этой силы была другой. Он утверждает, что «Если бы она (сила тяготения) оказалась чуть больше, то звезды

расходовали бы свое водородное топливо гораздо быстрее, чем в настоящее время. Наше Солнце сгорело бы менее чем за миллиард лет (вместо 10 млрд. лет) — время, едва ли достаточное для эволюции такой сложной живой системы, как вид *Homo sapiens*. Если же сила тяготения, напротив, была бы чуть меньше, то перспективы для эволюции разумной жизни были бы не менее мрачными. В этом случае Солнце, сгорая более медленно, стало бы остывать и оказалось бы недостаточно горячим, чтобы поддерживать жизнь в той форме, в какой она нам известна».

Совершенно очевидно, что существующие силы гравитации являются оптимальными для развития жизни на Земле.

Изменения силы земного притяжения и их эволюционное значение

Сила земного притяжения различна в разных частях земной поверхности, а кроме того, уменьшается с возрастанием высоты над уровнем моря. Это означает, что эволюция животных и растений зависит от величины этой силы в том месте, где они живут: 1) в экваториальных областях земное притяжение слабее, чем вблизи полюсов; 2) популяции, живущие на уровне моря, испытывают более сильное воздействие земного притяжения, чем те, которые живут в горной местности.

Эти различия в силе притяжения, пусть незначительные, могли привести к ощутимым эволюционным последствиям. Как было описано в гл. 5, различные химические компоненты развивающегося яйца под действием силы земного притяжения располагаются в различных его слоях. В оплодотворенном яйце различные вещества образуют слои в зависимости от своего веса, причем установлено, что из разных слоев развиваются различные ткани взрослого животного. Различия в силе притяжения в разных частях земного шара могут слегка изменять распределение этих слоев, вызывая таким образом существенные изменения в дифференцировке зародыша и модифицируя структуры и функции организма.

Изменение полярности магнитного поля Земли и его влияние на биологическую эволюцию

Бактерии, пчелы и голуби реагируют на магнитные воздействия, в том числе на магнитное поле Земли (см. гл. 5). До 1963 г. было принято считать, что магнитное поле Земли, за исключением небольших локальных вариаций, оставалось неизменным на протяжении всей ее истории. Однако в 1963 г. в горных породах были обнаружены следы происходивших в

прошлом изменений полярности магнитного поля Земли. Это событие происходило за последние 5 млн. лет не менее чем 25 раз, в среднем один раз за 200 000 лет. Однако последнее изменение полярности произошло 730 000 лет назад. Оно было столь резким, что северный и южный магнитные полюса поменялись местами (Banergee, 1984). Последние 5 млн. лет представляют собой очень короткий и очень поздний период биологической эволюции.

Считается, что жизнь возникла 3,5 млрд. лет назад, позвоночные появились 400 млн., а млекопитающие 200 млн. лет назад. Начало плиоцена относят к периоду примерно 6 млн. лет назад, а эволюционно продвннутый гоминид *Australopithecus* начал бродить по лесам примерно 4 млн. лет назад; 1,8 млн. лет назад его сменил первый человек — *Homo erectus* (Mayr, 1982; Washburn, 1982). Полагают, что нижний палеолит начался 800 000 лет назад (Trinkaus, Howells, 1982). Примерно в это же время произошла последняя смена полярности (730 000 лет назад).

Каковы были последствия этих инверсий магнитного поля для гоминид и для других животных и растений? В настоящее время можно лишь утверждать, что, поскольку организмы чувствительны к изменениям магнитного поля Земли, эти эффекты непременно должны были оказать на них влияние, однако каким было это влияние — еще предстоит выяснить.

Главным фактором в возникновении яркой окраски у животных была, по-видимому, температура, а не половой отбор

Одним из классических примеров действия естественного отбора служит брачная окраска птиц, особенно ясно выраженная у самцов. Это одно из явлений, которое Дарвин не только объяснил как результат отбора, но для которого он создал специальный термин — «половой отбор», введенный им в «Происхождении видов».

Дарвин считал, что естественный отбор благоприятствовал развитию яркой окраски у самцов птиц, потому что этот признак усиливает привлекательность самцов в брачный период.

Неодарвинисты продолжают повторять это «объяснение» с такой же убежденностью. Существует, однако, другое объяснение, основанное не на абстрактном действии отбора, а на конкретном физическом факторе — температуре.

Хорошо известно, что большинство птиц, имеющих яркую окраску, обитают в субтропиках и тропиках, где средняя дневная температура достигает самого высокого уровня. В отличие

от них птицы, обитающие в умеренных и арктических областях, окрашены в темные или блеклые цвета. Брачные церемонии у птиц, сопровождающиеся боями между самцами, но также красивым пением и поведением, связанным с защитой гнезда,— все это вместе создает впечатляющую картину, хорошо укладывающуюся в интерпретацию, основанную на отборе. Но так ли обстоит дело в действительности?

Рыбы коралловых рифов, обитающие в теплых тропических морях, также имеют очень яркую и разнообразную окраску. Однако они не поют во время брачных игр. Их яркая окраска, по-видимому, связана с температурой, а не с каким-то особым типом отбора.

Еще одним прекрасным примером ярко окрашенных животных служат насекомые. Все, кто рассматривал обширные коллекции насекомых земного шара, сразу замечают, что самые яркие цвета — ярко-красный и переливчатые синий и зеленый — свойственны тропическим и субтропическим формам.

Насекомые не поют (хотя и издают разнообразные звуки), и драки между самцами в брачный период наблюдаются редко, так что насекомых не приводили в качестве наилучших примеров действия полового отбора. Однако их яркую окраску можно прямо связать с высокой температурой в области распространения. Как пишут Мэтьюз и Мэтьюз (Matthews, Matthews, 1978), «было бы ошибочным сверхупрощением объяснять все виды полового диморфизма с точки зрения брачного поведения и спаривания».

Но самые яркие примеры дают моллюски. К этому типу принадлежит примерно 50 000 ныне живущих видов. Окраска раковин создается у них пигментами, которые вырабатываются железами, расположенными в мантии, и отлагаются в самом верхнем известковом слое (Eisenberg, 1981). И снова распределение моллюсков по окраске не является случайным. «Самые ярко окрашенные раковины обычно встречаются в мелководных теплых морях, тогда как буквально у всех арктических и глубоководных моллюсков раковины тускло-коричневые или белые». В этой четвертой по счету группе животных главным фактором, определяющим яркую окраску, служит температура. Что же касается брачного поведения и полового диморфизма, то у ряда видов они вообще отсутствуют, поскольку эти виды гермафродитны, т. е. у каждого индивидуума имеются и мужские, и женские половые органы.

Таким образом, возможно, что как у позвоночных, так и у беспозвоночных яркая окраска играет лишь незначительную роль в дифференциальном размножении или вообще не имеет к нему никакого отношения, а обусловлена таким простым физическим фактором, как температура.

Эволюция нуклеотидного состава ДНК канализируется температурой

Зависимость между температурой и окраской животных стала теперь более понятной, поскольку недавно было установлено, что температура способна изменять генотип высших организмов.

Обширное исследование нуклеотидного состава ДНК пойкилотермных (рыбы, амфибии и рептилии) и гомойотермных (птицы и млекопитающие) позвоночных показало, что как некодирующие участки ДНК, так и последовательности, кодирующие синтез белков (структурные гены), у гомойотермных животных гораздо богаче парами гуанин—цитозин, чем у пойкилотермных (Bernardi, Bernardi, 1986).

Для того чтобы проверить, можно ли приписать эту канализацию эволюции ДНК действию температуры, сравнивали нуклеотидный состав близких видов рыб, обитающих в холодных (20—25 °С) и теплых (37—40 °С) водах. И снова ДНК, богатая парами гуанин—цитозин, была обнаружена у рыб, обитавших в горячих источниках. Авторы этих работ пришли к выводу, что температура, очевидно, была главным фактором, канализировавшим эволюцию ДНК.

Глава 20

Изменения, обусловленные химическими факторами

Роль внешней среды в возникновении и эволюции адаптаций

Известно много примеров параллелизма между встречающимися в природе структурными признаками, характерными для определенных видов, и сходными признаками, индуцируемыми физико-химическими факторами внешней среды. Приведем некоторые из них.

У горлиц рода *Scardafella* наименьшая пигментация наблюдается в наименее влажной части ареала, усиливаясь во всех направлениях с увеличением влажности. Роль водяных паров в создании пигментации была подтверждена экспериментально: окраска горлицы, помещенной в условия высокой влажности, становилась все более и более темной (Beebe, 1907). В условиях низких температур изменялись морфометрические признаки у пчелы *Apis mellifera*, причем градиент изменчивости был направлен с севера на юг. И в этом случае эксперименты с воздействием температуры воспроизвели ситуацию, наблюдаемую в природе (Алпатов, 1925, цит. по Robson, Richards, 1936). Изменения химического состава питательных веществ вызывают изменения галеи у дафнии, параллельные обнаруженным у природных рас (Woltereck, 1919). Хо (Ho, 1984) приходит к выводу, что результаты всех этих экспериментов сходятся, указывая на возможность вызвать с помощью химических (вода, питательные вещества) и физических (температура) факторов, присущих внешней среде, многие наблюдаемые в природе вариации, которые неодарвинисты рассматривают как примеры адаптаций. В заключение она указывает, что внешняя среда играет главную роль в возникновении и эволюции адаптаций.

Наличие этилена в среде оказывает влияние на развитие растений

Эндогенное действие этилена хорошо известно по его многочисленным физиологическим эффектам. Этот газ обладает гормональным действием (см. гл. 7).

В свете взаимодействий между средой и организмом этилен интересен тем, что дает еще один пример влияния химического вещества, имеющегося в среде, на развитие организмов. Экзогенный этилен в низких концентрациях оказывает постоянное воздействие на метаболизм растений (например, ускоряет созревание плодов).

Подобно воде, этилен, по всей вероятности, не мог бы оказывать такое действие на клетку, если бы клетка изначально не обладала способностью вырабатывать этот газ и использовать его в своем метаболизме.

Повышение осмотического давления заменяет сперматозоид

Витализму, процветавшему на рубеже прошлого и настоящего веков и утверждавшему, что жизнь нельзя свести к физико-химическим процессам, нелегко было удерживать свои позиции после экспериментов, проведенных Лёбом (Loeb) в начале 1900-х годов.

Оплодотворение яйца животного сперматозоидом считалось моментом возникновения жизни и тем самым — главным аргументом витализма. Лёб (Loeb, 1912) в своих очень простых экспериментах показал, что можно инициировать развитие яиц морского ежа, поместив их в морскую воду с высокой концентрацией соли или сахара. Яйца помещали на два часа в раствор с высоким осмотическим давлением, а затем возвращали в обычную морскую воду. Такие яйца развивались без участия сперматозидов, образуя нормальных личинок; в дальнейшем с помощью того же метода удалось довести развитие до стадии половозрелости. Аналогичные результаты были получены на морских звездах, червях и моллюсках. Это девственное развитие получило название «экспериментального партеногенеза».

Эксперименты Лёба показали, что можно заменить сперматозоид физико-химическим воздействием, таким как изменение осмотического давления.

Впоследствии взрослые организмы из неоплодотворенных яиц были получены у амфибий (лягушки) и птиц (индюки) (рис. 20.1). У млекопитающих из неоплодотворенных яиц удается получить эмбрионы, завершающие путь развития вплоть до рождения (кролики). В этом последнем случае партеногенез также вызывали, помещая яйца в гипертонический раствор (Beatty, 1967).

Индукция конденсации ДНК с помощью катионов

Такие полиамины, как спермидин (3+) и спермин (4+), способны вызвать конденсацию фаговой ДНК. Подобный эффект оказывает и трехвалентный комплексный ион $Co^{3+}(NH_3)_6$. Дру-

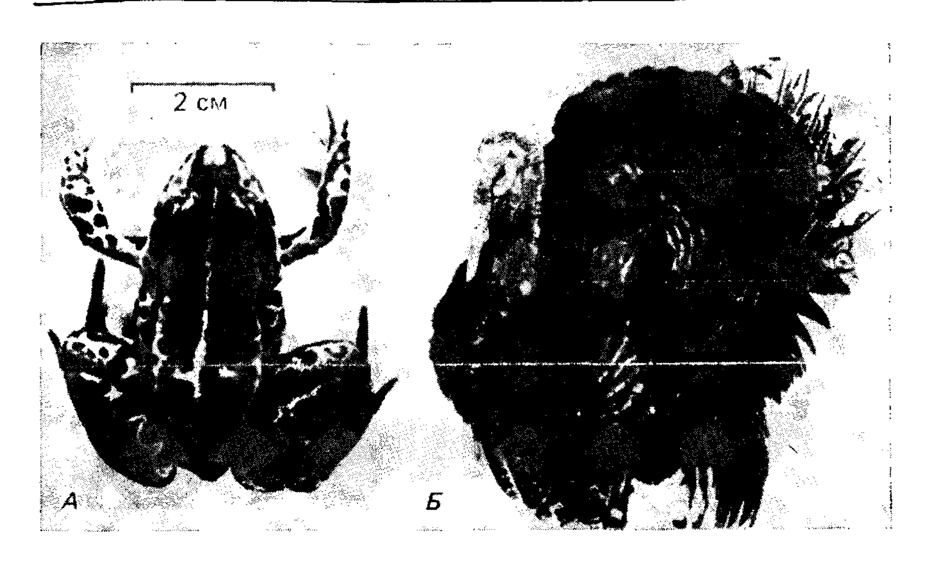


Рис. 20.1. Партеногенез у позвоночных (Beatty, 1967). *А*. Диплоидная партеногенетическая самка *Rana nigromaculata* в возрасте 6 месяцев (по Kawamura, 1939). *Б*. Взрослый партеногенетический индюк (по Olsen).

гие трехвалентные ионы обладают таким же действием, как кобальт, а одно- и двухвалентные катионы, такие, как натрий (+) и магний (2+), вызывают обращение процесса конденсации ДНК.

Конденсация ДНК имеет прямое отношение к ее функции. Примером служит наматывание двухцепочечной ДНК на гистоновый кор, что приводит к образованию нуклеосом. Нуклеосомы — это основные структурные единицы, из которых построены хромосомы (Widom, Baldwin, 1980; Belmont, Nicolini, 1981; Borochov et al., 1981).

ДНК оказалась более пластичной, чем предполагалось ранее, и эта пластичность зависит от такого простого фактора, как присутствие в клетке различных ионов.

Индукция генной экспрессии тяжелыми металлами

В эмбрионы млекопитающих можно ввести чужеродные гены. Так, фрагменты ДНК, содержащие ген гормона роста, инъецируют в пронуклеусы оплодотворенных яйцеклеток мышей, а затем эти яйца вводят в половые пути других самок. Развивающиеся из этих яиц мыши значительно крупнее контрольных, а имеющаяся у них чужеродная ДНК обычно передается через клетки зародышевой линии.

Выявлена и экспрессия чужеродных генов. Существенное значение в связи с химическим импринтом имеет то обстоятельство, что эту экспрессию можно индуцировать тяжелыми металлами (Palmiter et al., 1982). Время экспрессии генов представляет собой один из ключевых моментов в развитии животных. Влияние, оказываемое на этот процесс металлами, свидетельствует о том, что химическое воздействие среды имеет в этом смысле гораздо более важное значение, чем предполагалось ранее.

Активация хромосомных участков ионами

Натрий, калий, магний и другие ионы играют в клетке гораздо более значительную роль, чем мы склонны считать. Добавляя к среде, в которой содержатся клетки слюнных желез *Chironomus*, Na^+, K^+ и Mg^{2+} в различных сочетаниях, можно активировать конкретные участки их хромосом. При этом в определенных сайтах индуцируется образование пуфов, которые, как оказалось, служат местом синтеза РНК (Lezzi, 1967; Kroeger, Müller, 1973).

Такие простые атомы оказывают глубокий генетический эффект, вызывая активацию специфическнх генов.

Глава 21

Трансформации, связанные с переходом из водной среды в воздушную

Необратимость и обратимость эволюции

Палеонтологи одними из первых признали, что палеонтологическая летопись создает картину эволюции, направление которой, по-видимому, в основном необратимо. Как указывает Бэбин (Babin, 1980), эволюция необратима в том смысле, что это исторический процесс, безвозвратно уходящий в прошлое; воспроизвести прошедшие события с абсолютной точностью нельзя ввиду непрерывных изменений, происходящих в пространстве и во времени. Тем не менее известно немало случаев неоднократного появления одинаковых структур и функций в разных группах (это называют конвергенцией) и возврата к структурам, имевшимся у предков. У представителей нескольких типов можно найти примеры прогрессивного развития некоторых органов, ведущего к возникновению форм, сходных с предковыми. Классическим примером конвергенции служат китообразные. По гидродинамическим свойствам они сходны со своими далекими рептильными предками — ихтиозаврами, хотя их самые недавние предки — это четвероногие млекопитающие (олени), обитавшие на суше (Arnason, 1985; Arnason, Widegren, 1986).

Крупное эволюционное событие — «завоевание суши» водными млекопитающими — результат специфического химического сигнала

Албертс и др. (Alberts et al., 1983) выделяют два типа реакции клетки на химические сигналы: 1) быстрые и преходящие; 2) медленные и длительные. К реакциям первого типа принадлежит реакция, вызываемая гормоном инсулином, который за несколько минут стимулирует клетки печени к поглощению глюкозы. Примером реакций второго типа является реакция клеток на гормон тироксин, вырабатываемый щитовидной железой. Это низкомолекулярное соединение, вызывающее у большинства клеток повышение метаболической активности.

Прошло уже немало лет с тех пор, как стало известно, что тироксин оказывает сильнейшее действие на развитие амфибий. Первые стадии развития таких амфибий, как лягушки, проходят в воде. На этих стадиях они обладают морфологическими и физиологическими признаками водных млекопитающих. Главные из них — общая форма тела, уплощенный с боков хвост и наружные жабры, позволяющие дышать в воде. Превращение во взрослое животное происходит без всякого участия отбора, а индуцируется простым химическим соединением, синтезируемым в организме лягушки (рис. 21.1).

Это эволюционное событие, описываемое обычно как классический пример «завоевания суши» позвоночными, совершается благодаря десятикратному повышению содержания тироксина в крови головастика. Это низкомолекулярное соединение ответственно за необратимые изменения, вынуждающие животное перейти от водного к наземному образу жизни. Такое превращение сопровождается рассасыванием хвоста, переходом к легочному дыханию и другими резкими изменениями в организме.

Роль тиреоидного гормона в развитии подтверждена рядом экспериментов. Если у развивающегося эмбриона лягушки удалить щитовидную железу, то метаморфоз не наступает и животное продолжает расти, сохраняя структуры и функции головастика, связанные с водным образом жизни. После введения такому гигантскому головастику тиреоидного гормона происходит его превращение в лягушку с приобретением признаков, характерных для животного, обитающего на суше (Alberts et al., 1983).

Наблюдения и эксперименты на представителях других групп амфибий показывают, что это явление обусловлено как наличием внутренней химической информации, так и поступлением химического сигнала извне. Эти данные имеют первостепенное значение для углубления нашего понимания процесса эволюции.

1. Некоторые виды амфибий закрепились на переходной стадии между водной и наземной формами. У этих видов половозрелая, т. е. способная к размножению, стадия наступает тогда, когда животное еще продолжает дышать при помощи жабер, живет в воде и сохраняет уплощенный хвост. Одним примером служит американский протей (*Necturus maculosus*), другим — мексиканский аксолотль (*Ambystoma mexicanum*) (Freeman, 1972).

2. Введение аксолотлю тиреоидного гормона показало, что он представляет собой переходную физиологическую стадию. После этого химического сигнала метаморфоз у аксолотля возобновлялся и он приобретал признаки наземного животного

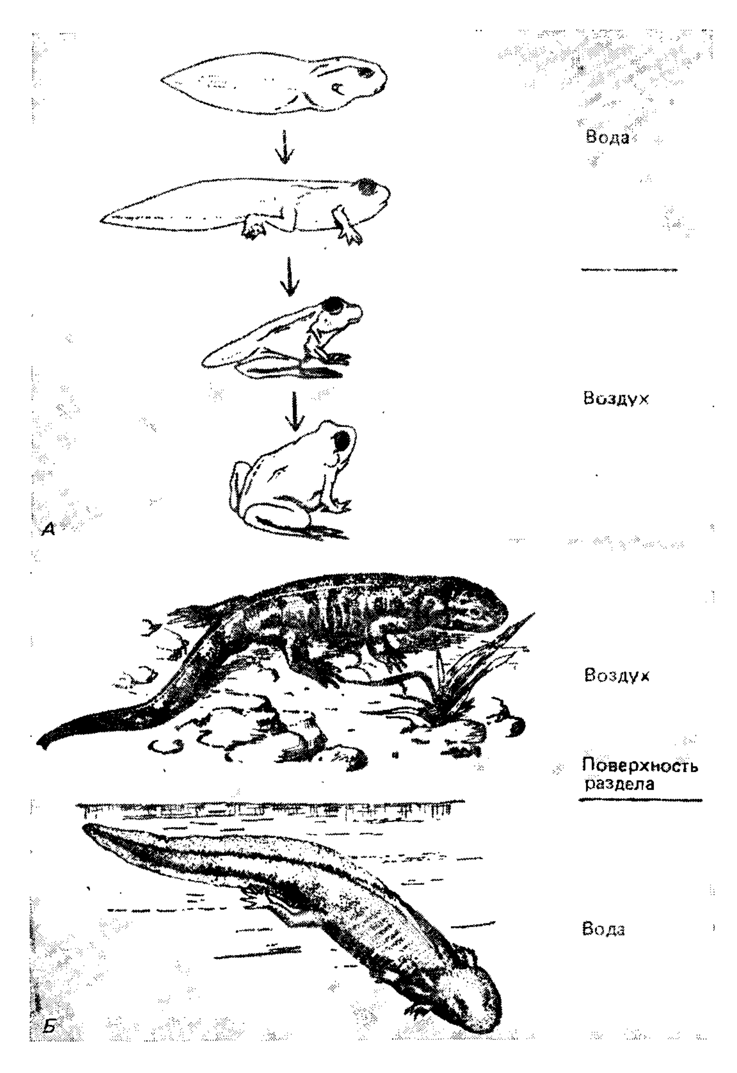


Рис. 21.1. Различия между водными и наземными стадиями у амфибий. *А*. Различные стадии метаморфоза лягушки. Все эти резкие изменения в процессе развития от головастика до взрослой особи индуцируются тиреоидным гормоном. При удалении щитовидной железы метаморфоз прекращается, и животное продолжает расти, сохраняя облик головастика. Инъекция тироксина вызывает превращение головастика в лягушку. (Alberts et al., 1983.) *Б*. Аксолотль — хвостатая амфибия, относящаяся к роду *Ambystoma*. *Вверху* — наземная форма; *внизу* — водная личиночная, но половозрелая стадия. Обратите внимание на различную форму тела и наличие у аксолотля жабер. (Schäffer, 1942). (Иллюстрация составлена автором.)

(округлый в поперечном сечении хвост и воздушное дыхание). Считается, что остановка развития на промежуточной стадии обусловлена недостаточностью тироксина в крови животного (Aron, Grassé, 1939).

3. Такая же трансформация может произойти под действием химического сигнала, поступающего из среды. При переносе аксолотля в местообитание, в котором нет воды, он также превращается в наземную форму: хвост из уплощенного становится округлым в поперечном сечении, а функция дыхания переходит от жабер к легким. В этом случае отсутствие воды как бы стимулирует выделение тироксина, т. е. перед нами пример того, как химический сигнал из среды управляет внутренним сигналом. Эволюционная трансформация — двойственный процесс. Она зависит от внутреннего сигнала, но может быть запущена и сигналом извне (рис. 21.1).

4. У личинок тритонов (например, *Triturus vulgaris*), обитающих в воде, имеются жабры, исчезающие по достижении зрелости. Взрослые тритоны выходят на сушу, возвращаясь в воду для размножения. Но если личинку тритона постоянно держать в воде, она начнет размножаться, не выходя из личиночной стадии, т. е. сохраняя жабры и способность дышать в воде (Perrier, 1936). И в этом случае трансформация во взрослую стадию зависит от внешнего химического сигнала — наличия воды.

5. Аксолотль — это личинка амфибии, распространенной в Северной и Центральной Америке. Как было сказано выше, личинки этого животного живут в воде, у них имеются наружные жабры, а хвост уплощенный, с кожной плавниковой складкой на спинной стороне. Половозрелые амбистомы живут на суше, жабры у них исчезают, заменяясь легкими, а хвост становится округлым в поперечном сечении. Личинки амбистомы способны к размножению (рис. 21.1). Различие между двумя стадиями настолько велико, что обитающие в воде личинки и наземные взрослые формы долгое время считались разными видами, а это существенно с эволюционной точки зрения. Личинку назвали *Siredon pisciformis*, а взрослую особь — *Ambystoma mexicanum*. После введения *Siredon* гормонов он превратился в *Ambystoma* (Cabrera, 1935; Perrier, 1936; Aron, 1939). Животные, которых прежде считали представителями разных видов и даже разных родов, отделившихся друг от друга в результате тысяч случайных мутаций, вдруг оказались принадлежащими к одному и тому же виду. Животному, форма которого приспособлена к передвижению в водной среде и дышащему с помощью жабер, для превращения в животное, приспособленное к передвижению в воздухе и дышащее легкими, оказалось

достаточным вместо эволюции на протяжении многих миллионов лет получить всего лишь простые химические сигналы.

Никаких изменений в генетической конституции при этом не произошло, так как мы имеем дело с одним и тем же животным. Эксперимент с гормональным воздействием показывает, что глубокие структурные и функциональные превращения, которые приписывают модификациям, ведущим к появлению различных родов, могут быть достигнуты без изменения генетической конституции. Вмешательство регуляторных молекул может за несколько дней создать то, что, как считалось, занимает много миллионов лет.

Из всего этого вытекают следующие выводы:

1) одна из основных ступеней эволюции, описываемая обычно как «завоевание позвоночными суши», может быть воспроизведена путем воздействия химического сигнала — гормона тироксина;

2) возникающие при этом изменения затрагивают морфологию и анатомию организма, физиологические процессы (такие, как дыхание) и способность к размножению;

3) эти изменения можно получить экспериментально, вводя животному гормон щитовидной железы или удаляя эту железу;

4) одним из внешних химических сигналов, воздействующих на этот процесс, служит также вода;

5) возможно, зависимость между внешним и внутренним химическими сигналами носит такой же характер, как и при инициации секреции медиаторов. В этом случае рецепторы клеточной поверхности связываются гидрофильными сигнальными молекулами, что ведет к секреции химического агента (Alberts, 1983);

6) совершенно очевидно, что столь важный эволюционный процесс занимает всего несколько дней, не требуя никаких медленных и постепенных модификаций.

Трансформация кристаллов при переносе из водной среды в воздушную

Структура простых химических веществ также изменяется при переносе в среды с различным содержанием воды. Детально изученный пример такого рода — снежинки (Knight, Knight, 1973). По мере перемещения снежинок из воздуха в тучу (содержащую большее количество водяных паров), а затем снова в воздух форма кристаллов быстро изменяется и становится очень разнообразной. На этот процесс влияет также температура (рис. 21.2, *А*).

Примечательно, что все варианты снежинок имеют гексагональную форму. Таким образом, сохраняется основной тип

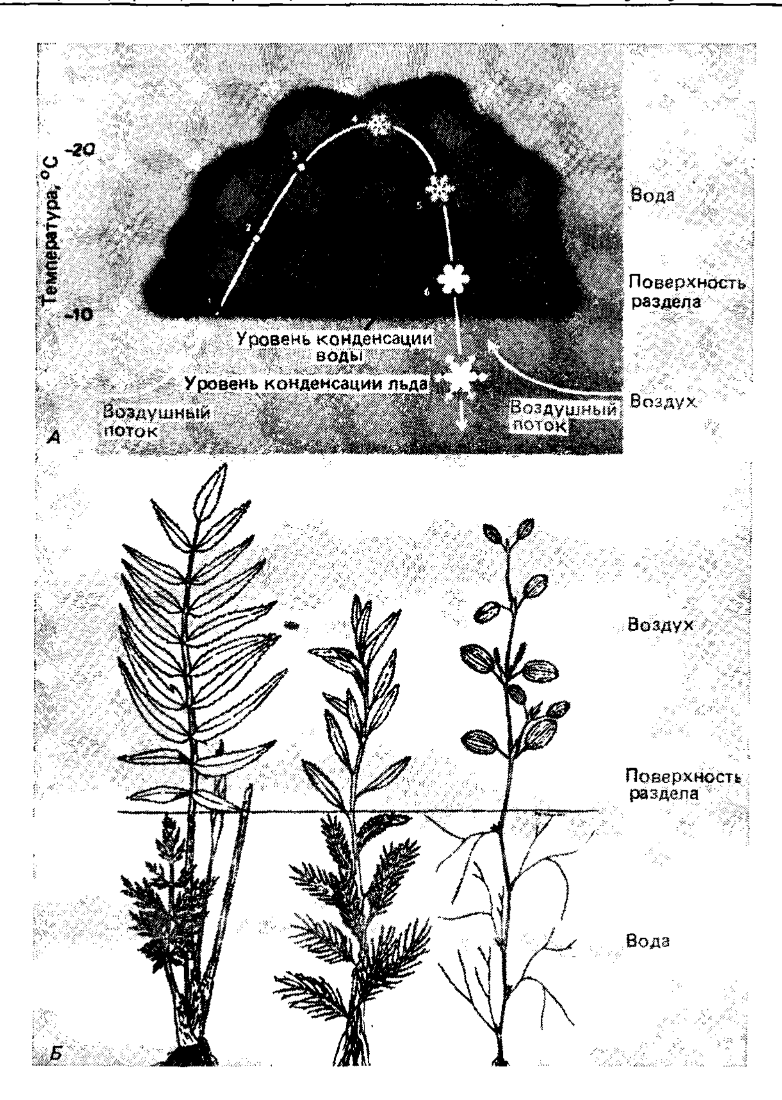


Рис. 21.2. Различия формы кристаллов и органов растений при переходе из водной среды в воздушную. *А*. Различные стадии образования снежинок и изменение их формы по мере их передвижения через тучу (вода) и вхождения в находящееся под ней воздушное пространство. Содержание водяных паров и температура в разных частях тучи и под ней варьируют. (Knight, Knight, 1973.) *Б*. Различная форма листьев у трех видов покрытосеменных в зависимости от того, находятся ли они в воде или в воздухе (Greulach, 1973.) (Иллюстрация составлена автором.)

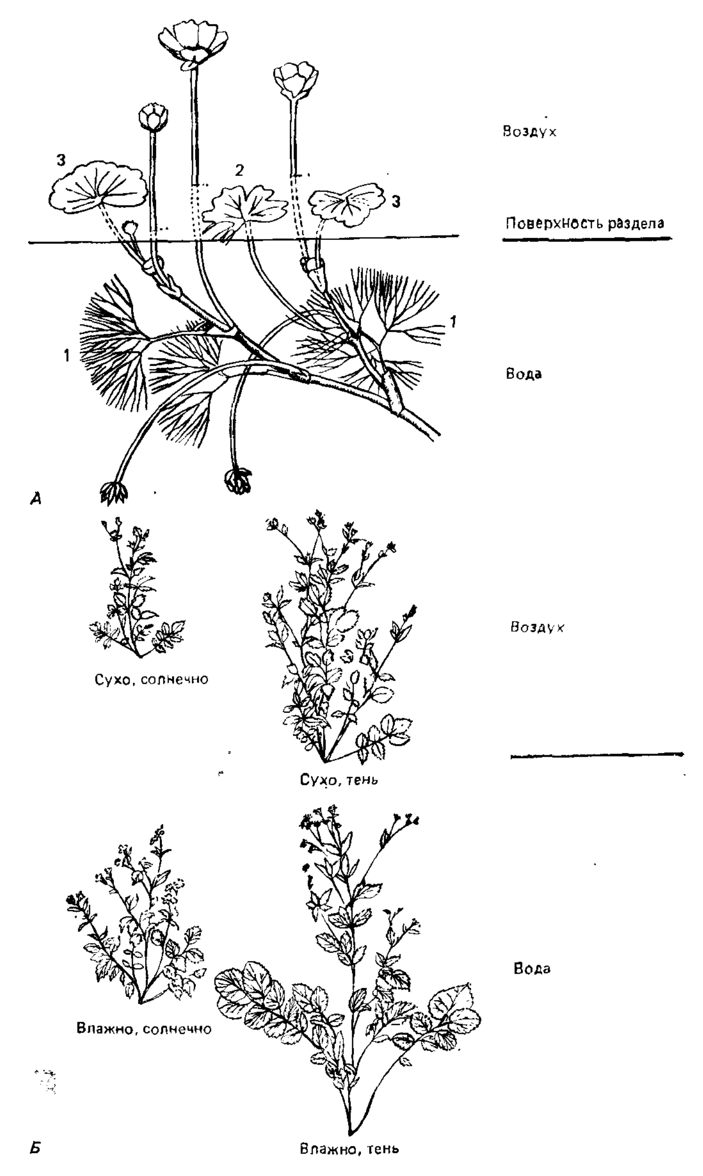


Рис. 21.3. Различия формы некоторых структур у растений в водной и воздушной средах. *А. Ranunculus peltatus* образует листья трех типов: погруженные со многими линейными структурами (*1*), переходные — с немногочисленными линейными структурами (*2*) и с плавающими иа поверхиости воды широкими листьями (*3*). (Denffer et al., 1971.) *Б*. Различия габитуса и формы листьев у четырех растений, происходящих от одного и того же клоиа *Potentilla glandulosa*, ио выросших в разных условиях (масштаб одии и тот же; Clausen et al., 1940). (Иллюстрация составлена автором.)

структуры, эквивалентный генотипу живых организмов, но в то же время этот тип допускает широкую изменчивость формы, что эквивалентно фенотипу растений и животных.

Трансформация растений при переходе из водной среды в воздушную и «стирание» (erasing) гена

Сходство между модификациями, происходящими в химических веществах и в живых организмах, становится еще более очевидным при внимательном анализе изменений, которые претерпевают растения при выходе из воды на сушу.

У многих видов растений, таких, как *Ranunculus*, *Alisma* и *Sagittaria*, листья имеют линейную или яйцевидно-ланцетовидную форму в зависимости от того, формируются ли они в воде или в воздухе соответственно (рис. 21.3). Все клетки растения имеют один и тот же генотип, но тем не менее совершенно разные фенотипы в зависимости от содержания воды в среде (в атмосферном воздухе всегда содержится некоторое количество водяных паров) (рис. 21.2 и 21.3).

Для понимания эволюции и роли, которую играет в ней внешняя среда, очень важно выяснить, могут ли структуры, возникшие при разном содержании воды в среде, стать постоянными или они лишь временные. Эксперименты, проведенные на плюще (*Hedera*), частично ответили на этот вопрос. У плюща листья также бывают двух типов: молодые листья рассеченные, а зрелые листья, появляющиеся на стадии размножения,— цельные. Отводки, взятые с цветущей ветки плюща, продолжают давать только цельные листья. Эта форма листа сохраняется независимо от числа происходящих клеточных делений и размеров растений. Ювенильная форма листа вновь появляется лишь тогда, когда растение размножается семенами, т. е. когда его клетки претерпевают мейотическое деление (Denffer et al., 1971).

Это позволяет считать, что прохождение через половые клетки изменяет экспрессию гена. У кукурузы (Styles, 1966; Styles, Brink, 1966) и у насекомого *Sciara* (Crouse, 1966) функция одного из генов изменяется в результате прохождения через клетки зародышевой линии. Это показывает, что у *Hedera* изменение формы листьев было вызвано генетической модификацией, которая способна репродуцироваться только в результате прохождения через клетки зародышевого пути. Такой паттерн листа создается в результате генетического состояния, которое оставалось стабильным на протяжении многих клеточных делений или циклов размножения, но может быть стерто при возникновении новых условий, таких как половое размножение. У таких наземно-водных растений, как *Ranunculus*, листья, на-

ходящиеся в воде,— рассеченные, находящиеся на воздухе — цельные. Цветки образуются на воздушных частях растения, и в этих цветках завязываются семена, у которых совершенно стерт паттерн цельных листьев, поскольку у молодых растений развиваются только дольчатые листья.

Клеточная память и ее стирание теперь четко установлены на молекулярном уровне. Клетки личинок дрозофилы можно бесконечно долго выращивать в культуре и при этом они не теряют способность формировать взрослые структуры: если добавить к культуре соответствующий гормон, то происходит быстрая дифференцировка с образованием таких структур (Hadorn, 1965; Gehring, 1976). Стирание гена на уровне транскрипции недавно было подробно исследовано на гене 5S-РНК шпорцевой лягушки *Xenopus* (Wolffe, Brown, 1986).

Изменения характера структуры, зависящие от развития и от среды, давно уже смущали н ставили в тупик и генетиков, и эволюционистов. Явления запрограммированности и стирания, которые теперь хорошо изучены, позволяют гораздо лучше понять эти два процесса и их взаимозависимость в становлении эволюции.

Трансформации птиц при переходе из водной среды в воздушную

Форму тела водоплавающих птиц и птиц, частично живущих на болотах, назвали «адаптацией», тем самым как бы дав ей объяснение.

Если, однако, сравнивать то, что происходит со снежинками и с водными растениями, с одной стороны, с тем, что наблюдается у водоплавающих птиц,— с другой, то это предстанет в ином свете. У растений вода способствует образованию линейных или рассеченных листьев, тогда как в воздухе обычно образуются яйцевидные или широкие листья. У водоплавающих птиц между пальцами имеются широкие перепонки, тогда как у птиц, проводящих свою жизнь преимущественно в воздушной среде, таких перепонок нет. У болотных куликов длинные ноги, обычно погруженные в воду (рис. 21.4).

Изменение формы, связанное с переходом в водную среду, это, возможно, не «адаптация», а изменение характера структуры, детерминируемое содержанием воды в среде, окружающей клетки, точно так же, как в случае растений или кристаллов снега. Оно происходит независимо от того, какие это может иметь последствия для животного или растения.

Это не означает, что растения любого вида при выращнвании в воде образуют рассеченные листья или что любой вид птиц или амфибий, оказавшись вынужденным жить в водной

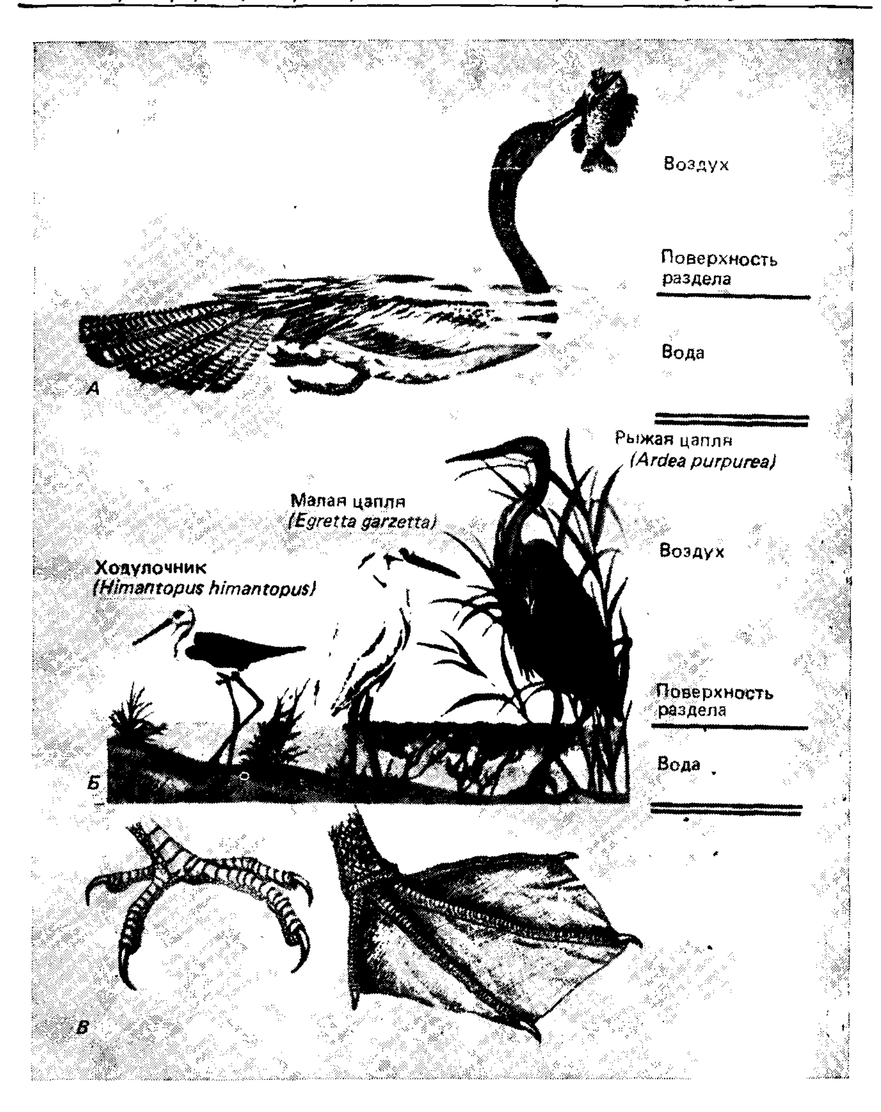


Рис. 21.4. Различия между птицами, обитающими в водной и в воздушной средах. *А*. Водоплавающий вид — змеешейка *Anhinga anhinga*, питающаяся рыбой; у нее большие лапы с широкими перепонками между пальцами. (Perrins, 1976.) *Б*. Болотные птицы; у всех трех видов длинные ноги, обычно погруженные в воду (Bramwell, 1980). *В*. Лапы не связанной с водой глухой кукушки (*Cuculus saturatus*) и околоводной олуши (*Sula nebouxii*) (Perrins, 1976). (Иллюстрация составлена автором.)

среде, изменит форму своего тела. Обнаружение в клетках хеморецепторов (см. гл. 14) позволяет рассматривать это явление в иной перспективе. Клетки тела, очевидно, содержат хеморецепторы, реагирующие на воду (эти рецепторы не обязательно имеются у каждого вида). Существенный момент состоит в том, что некоторые растения и животные без видимых изменений своих структурных генов могут реагировать на химические компоненты таким образом, что это влечет за собой коренные изменения структур, составляющих организм. Возможные способы закрепления этих изменений и их передачи потомкам обсуждаются в гл. 22.

Процессы, связанные с рождением человека, сходны с трансформациями у амфибий — в обоих случаях наблюдается переход из водной среды в воздушную

Рождение ребенка — событие столь частое, что его обычно рассматривают как «естественный процесс», представляющий научный интерес, но не имеющий эволюционного значения. А между тем он сопровождается резкой сменой среды и внутренних физиологических условий. Кроме того, это изменение происходит чрезвычайно быстро, в течение времени, измеряемого в минутах или часах.

Рождение фактически представляет собой резкий переход индивидуума от жизни в воде к жизни в воздухе. Эта ситуация во многом сравнима с тем, что происходило в процессе эволюции амфибий, когда они перешли от жизни в воде к жизни в воздушной среде.

У этих двух событий имеются следующие черты сходства.

1. У млекопитающих рождение детеныша связано с переходом из жизни в воде к жизни в воздушной среде. Плод человека плавает в амниотической жидкости, состоящей главным образом из воды, а в момент рождения он внезапно оказывается в воздушной среде. Развитие амфибий сопровождается аналогичной сменой среды.

2. Головастик живет на темном илистом дне озера, а взрослая лягушка — на ярком солнечном свету у поверхности воды. Сходным образом плод человека выходит из утробы матери в ярко освещенный внешний мир.

3. У головастика имеются жабры, и он извлекает кислород из воды. У зародыша человека на ранних стадиях развития тоже есть жабры, и в течение внутриутробной жизни он получает кислород из крови матери.

4. Через несколько дней после превращения головастика в лягушку жабры рассасываются, развиваются легкие и животное переходит к потреблению атмосферного кислорода. Младенец начинает дышать легкими сразу после рождения.

5. Головастик в основном питается растительной пищей, а взрослая форма является хищником. Плод человека, находясь в матке, не использует собственный пищеварительный тракт, получая питательные вещества через плаценту. Сразу после того, как новорожденный начинает сосать молоко, его пищеварительный тракт вступает в действие.

6. Как уже говорилось, превращение головастика во взрослую лягушку направляется главным образом химическими факторами, а именно гормоном, секретируемым щитовидной железой. Недавно было установлено, что события, происходящие при рождении человека и связанные с переходом из водной среды в воздушную, также направляются гормонами — катехоламинами, главным образом адреналином и норадреналином. Детальное изучение показало (Lagercrantz, Slotkin, 1986), что поступление этих гормонов в кровь подготавливает младенца к переходу из одной среды в другую (рис. 21.5). Они помогают плоду перенести недостаток кислорода, возникающий при сжатии плаценты и самого плода во время сокращений матки матери. Повышение уровня этих гормонов, кроме того, способствует очищению легких и изменению их физиологии, активизируя дыхание. Они вызывают также расширение зрачков, давая младенцу возможность впервые взглянуть на окружающий его светлый мир. Такая роль этих гормонов была подтверждена экспериментами по удалению их источника (надпочечников), проводившимися на крысах и овцах.

Переход из водной среды в воздушную обусловливается у амфибий и у высших млекопитающих, в частности у человека, главным образом гормонами и характеризуется в этих двух группах рядом сходных особенностей, касающихся физиологии и окружающих условий. С эволюционной точки зрения важное значение имеют скорость этого перехода и его канализация химическими процессами, присущими самому организму.

Оленя можно превратить в кита с помощью химических манипуляций и ряда относительно быстрых событий

Можно было бы думать, что далекий предок таких млекопитающих, как тюлени и киты, был близок к рыбам или амфибиям. Однако это не так. Опыты по расщеплению ДНК с помощью рестриктаз и последующая ДНК/ДНК-гибридизация, а также использование других молекулярно-биологических методов показали, что предками китов были парнокопытные, такие как олень, а предками тюленей — такие хищники, как выдра и норка (Janvier, 1984; Goodman et al., 1985; Arnason, 1985; Arnason, Widegren, 1986).

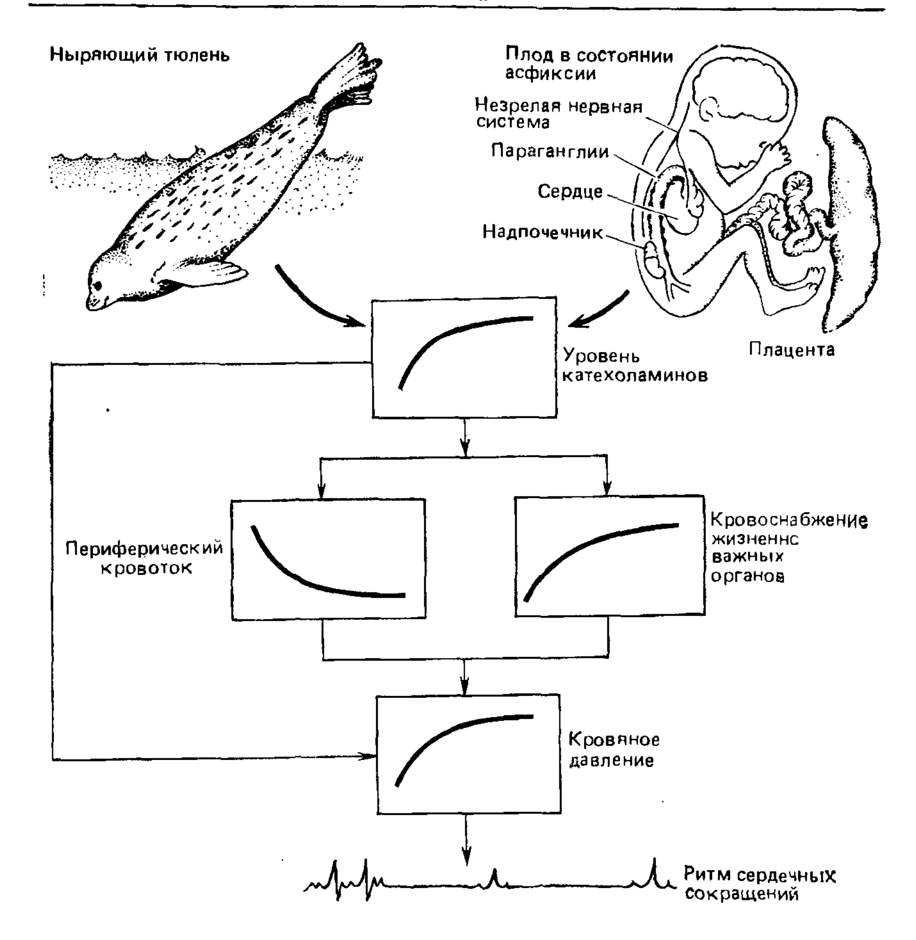


Рис. 21.5. Реакция плода человека на асфиксию вызывается теми же химическими сигналами, которые действуют у морских млекопитающих при нырянии. Когда тюлень погружает голову в воду, уровень катехоламинов в крови повышается. Под действием этого гормона поступление крови в периферические сосуды уменьшается, а кровоснабжение головного мозга, сердца и надпочечников усиливается (замедляя ритм сердечных сокращеиий). Аналогичным образом у плода человека, лишенного кислорода, содержание в крови катехоламинов повышается; приток крови в периферические сосуды уменьшается, а кровоснабжение головиого мозга, сердца и надпочечников возрастает. Замедляется также ритм сердечных сокращений. (Lagercrantz, Slotkin, 1986.)

Предками водных млекопитающих были животные, которые обитали на суше и вели строго наземный образ жизни. Какой механизм дал им возможность вновь перейти к жизни в воде и сколь медленным был этот процесс? Если рассматривать это превращение, пользуясь понятиями случайных мутаций и абстрактного отбора, то следует признать, что оно заняло миллионы лет и было в основном косвенным результатом действия среды. Согласно же моей точке зрения, имеющихся в настоящее время данных достаточно, чтобы представить себе превращение оленя в кита или норки в тюленя следующим образом: 1) превращение шло относительно быстрыми шагами; 2) оно канализировалось внутренними механизмами; 3) химический состав среды оказывал непосредственное влияние на форму организма.

Олень и норка при рождении совершают такой же переход из водной среды в воздушную, как человек и другие млекопитающие. Они внезапно переходят от водного образа жизни в матке к жизни в воздушной среде. Как уже говорилось выше, физиологические изменения, которые претерпевают при рождении кровообращение, дыхание (переход к легочному дыханию) и функция глаз, инициируются гормонами (адреналином и норадреналином) у столь различных млекопитающих, как крысы, овцы и человек. Существенный момент здесь состоит в том, что плод млекопитающего, страдающий от недостатка воздуха (как это бывает при родах вследствие физического давления со стороны матери), уже обладает химическим механизмом, позволяющим ему справиться с временной асфиксией. Именно такой механизм стали использовать кит и тюлень в своей новой среде, перестав быть наземными животными. И тюлень, и кит во время длительных погружений в воду вынуждены поддерживать жизнедеятельность своего организма в условиях частичной асфиксии. Таким образом, когда наземные позвоночные давали начало своим водным производным, им не пришлось создавать никаких новых механизмов: в их гормональной организации эти механизмы уже имелись.

В пользу такой интерпретации свидетельствуют данные о том, что как половозрелый тюлень, так и человеческий плод, временно оказавшись в условиях асфиксии, используют один и тот же гормональный механизм. Безотносительно к этой эволюционной проблеме Лагеркранц и Злоткин (Lagercrantz, Slotkin, 1966) указали на сходство физиологических событий, происходящих в организмах ныряющего тюленя и рождающегося на свет младенца (рис. 21.5). В обоих случаях одни и те же гормоны (адреналин и норадреналин) оказывают одно и то же действие, с тем чтобы сбалансировать возникающий при этом временный недостаток кислорода. У новорожденного гормоны

ослабляют периферическое кровообращение и усиливают кровоснабжение головного мозга. То же самое происходит у тюленя: когда он ныряет, кровь быстрее притекает к мозгу, а кровоснабжение других частей тела уменьшается.

Ввиду того что переход из водной среды в воздушную совершается так быстро (метаморфоз у амфибий занимает несколько дней, а роды у млекопитающих — несколько часов или минут), я склоняюсь к мысли, что сходная ситуация имела место на первых стадиях превращения оленя в кита или норки в тюленя; иными словами, вначале процесс трансформации, возможно, протекал относительно быстро, используя внутренние химические сигналы, уже давно имевшиеся у организма (рис. 21.6).

Разумеется, кит отличается от оленя не только в этом отношении. Можно возразить, что главное различие между ними касается формы тела. Тело оленя с его длинными конечностями и рогами совершенно не похоже на обтекаемое тело кита, однако, как свидетельствуют следующие данные, подобные различия не так велики, как это кажется.

1. Известна единичная мутация, вызывающая укорочение ног у овцы. В Новой Англии было выведено стадо коротконогих овец, неспособных перепрыгивать через обычную ограду. Эта порода вымерла, но спустя 50 лет та же мутация вновь возникла в Норвегии (Sinnott, Dunn, 1939).

2. У большинства видов оленей самцы имеют большие рога, а самки безрогие. Существуют также безрогие породы крупного рогатого скота. Отсутствие рогов обусловлено несколькими генами, но в этом участвуют и гормональные факторы. У кастрированных самцов рост рогов прекращается (Johansson, Rendel, 1963).

3. У первых китов не было плавников. Хорошо сохранившиеся ископаемые остатки показывают, что у большинства древних китов из эоцена плавники еще не развились. На каждой из четырех конечностей у них было по пяти ясно выраженных пальцев. Кроме того, к этому времени укоротились только задние конечности, а передние еще оставались относительно длинными. Примером такого кита служит *Pakicetus* (Savage, Long, 1986).

4. Современная обтекаемая форма тела китов — не новшество. Она уже существовала у далеких предков оленя. Такую форму тела имели морские рептилии и рыбы. Более того, возможно, обтекаемая форма тела китов возникла отчасти в результате непосредственного воздействия на клетки организма химических агентов, содержащихся в воде, точно так же, как форма подводных листьев растений и тела обитающих в воде амфибий. В эволюционном плане самое важное значение име-



Рис. 21.6. Различия между наземными и водными млекопитающими. *А*. Лев (*Panthera leo*; Carnivora) (Cabrera, 1935). *Б*. Малый оленек (*Tragulus javanicus*; Artiodactyla) (Freeman, 1972). *В*. Бегемот (*Hippopotamus amphibius*; Artiodactyla). *Г*. Калифорнийский морской лев (*Zalophus californianus*; Pinnipedia) (Freeman, 1972). *Д*. Обыкновенная гринда (*Globicephala melaena*; Cetacea) (Reichhoff, 1984). Лев приведен здесь как представитель хищных, хотя ближайшими родичами тюленя считаются выдра и норка (также относящиеся к хищным). Оленек приведен в качестве примера примитивного оленя, от которого, согласно предположениям, возникли киты. Водно-наземные виды (бегемот и морской лев) по форме тела занимают промежуточное положение между обитателями водной и воздушной сред. (Иллюстрация составлена автором.)

ет то, что оленям, возможно, не понадобилось изменять свою генетическую конституцию для того, чтобы приобрести обтекаемую форму тела, свойственную киту. Разные части растения имеют одинаковую генетическую конституцию и тем не менее продуцируют листья с хорошими гидродинамическими свойствами в воде и аэродинамическими — в воздухе. Не изменяется также и генетическая конституция амфибий, когда форма их тела радикально изменяется с гидродинамической на аэродинамическую, поскольку это происходит у одного и того же животного.

Следовательно, может оказаться, что несколько тысяч мутаций и миллионы лет ожидания вовсе не обязательны для того, чтобы олень превратился в кита. Если будут известны: 1) пути становления у живых организмов паттернов, характерных для минералов; 2) механизмы, ответственные за программирование и стирание генов; 3) пути создания упорядоченности в расположении генов в хромосомах эукариот; 4) процессы, с помощью которых содержащиеся в среде химические вещества изменяют функции клеток, то возникнет возможность превращать оленя в кита и кита в оленя с помощью нескольких относительно быстрых химических процессов. Подобное событие кажется таким же недостижимым и нереальным, каким казалось путешествие на Луну ученым XIX в.

Некоторые из наиболее важных признаков, отличающие человека от человекообразных обезьян и отсутствующие у него при рождении

Человек при рождении проходит через описанные выше трансформации, связанные со сменой водной среды на воздушную; более того, у него проявляются все возникшие в процессе эволюции черты, обусловленные физиологическими изменениями, сходными с теми, которыми сопровождается переход из водной среды в воздушную у других животных.

Homo sapiens, шимпанзе, горилла и орангутан обладают общим предком и относятся к высшим приматам (Friday, Ingram, 1985). Два главных признака, которыми человек отличается от человекообразных обезьян, при рождении отсутствуют, хотя обычно считается, что они у него уже имеются. Эти признаки — крупные размеры головного мозга и изменения скелета, делающие возможным вертикальное положение тела,— возникают в результате физиологических изменений, происходящих в период постнатального развития. Это имеет огромное эволюционное значение, свидетельствуя о том, что такие признаки не являются врожденными видовыми признаками, но возникают в результате физиологических изменений, происхо-

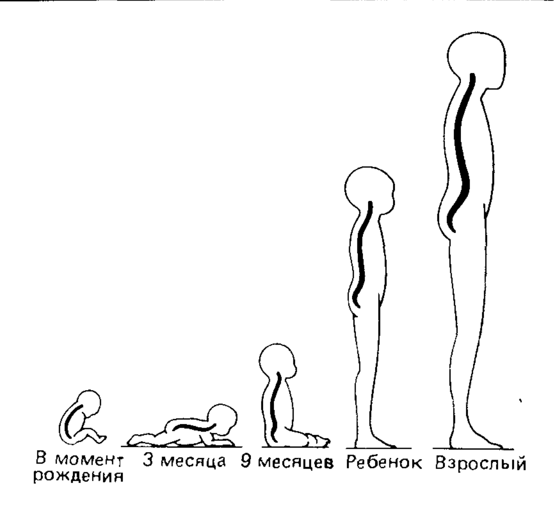


Рис. 21.7. Изменение изгиба позвоночника у человека в процессе роста. У новорожденного имеется только один изгиб выпуклостью назад, как, например, у гориллы. (По Harrison, Montagna, 1969, из Napier, Napier, 1985.)

дящих на поздних стадиях развития. Как указывает Шанжё (Changeux, 1985), у человека объем головного мозга продолжает увеличиваться в течение длительного времени после рождения, тогда как у шимпанзе он увеличивается лишь незначительно. То же самое относится к хождению на двух ногах.

У новорожденного ребенка позвоночник изогнут так же, как у передвигающейся на двух конечностях гориллы, т. е. имеет один изгиб выпуклостью назад. В трехмесячном возрасте появляется первое изменение — изгиб в шейной области, а к девяти месяцам — второе изменение, создающее компенсаторный изгиб в поясничной области, который в основном и обеспечивает вертикальное положение тела. Происходят и другие изменения, в частности в строении таза, который образует дно брюшной полости, т. е. занимает у человека совершенно иное положение, нежели у четвероногих (Napier, Napier, 1985). Таким образом, лишь по достижении девятимесячного возраста тело человека оказывается достаточно измененным, чтобы принять вертикальное положение (рис. 21.7). Какого рода сигналы инициируют подобные изменения? В настоящее время это еще не вполне установлено. Однако различия в скелете и мышцах между человеком и человекообразными обезьянами всего лишь несколько сильнее выражены, чем различия между мужчиной и женщиной, у которой таз имеет иную форму и иную мускулатуру (например, более сильно развитые ягодицы). Как известно, эти различия имеют гормональную природу и зависят от активно-

сти околощитовидных желез и надпочечников, которые посылают химические сигналы, воздействующие на костную ткань и на мышечные сокращения соответственно (White et al., 1964). Таким образом, изменения, в результате которых человек становится из четвероногого двуногим, могут быть вызваны главным образом химическими сигналами гормонального типа. С эволюционной точки зрения это означает, что для такого превращения не нужны новые структурные гены, свойственные одному лишь виду *Homo sapiens*, и что оно легко может быть достигнуто в результате изменений на уровне регуляторных ДНК. Кроме того, превращение это происходит быстро — у одного индивидуума и за несколько месяцев.

Эволюция человека, по-видимому, зависела главным образом от изменений на уровне регуляторной ДНК, а не на уровне структурных генов

Изложенные выше соображения подтверждаются собранными за последние 10 лет данными о генетическом сходстве между человеком и человекообразными обезьянами. В отличие от ожиданий, основанных на представлениях о случайных мутациях, анализ геномов показал следующее.

1. При детальном изучении окрашенных поперечных дисков, образующих в хромосомах постоянные паттерны, было обнаружено их поразительное сходство у орангутана, гориллы, шимпанзе и человека (Harnden, Klinger, 1985).

2. В хромосомах человека установлена локализация примерно 400 генов. Сорок из них обнаружены у человекообразных обезьян, причем в большинстве случаев — в тех же хромосомах (Grouchy, 1982).

3. Гомологичность ДНК высших приматов подтверждается и опытами по ДНК/ДНК-гибридизации. Различия между нуклеотидными последовательностями ДНК человека и шимпанзе составляют примерно 1,1% и затрагивают главным образом нетранскрибируемые участки, в которых локализована регуляторная ДНК (King, Wilson, 1975).

4. Эти гомологии обнаружены также и в белках. Сходство между аминокислотными последовательностями 44 белков шимпанзе и человека превышает 99% (King, Wilson, 1975; Wilson, 1976).

5. Кинг и Уилсон на основании своих исследований пришли к выводу, что главные морфологические и физиологические различия между человеком и шимпанзе могут быть результатом регуляторных изменений на уровне экспрессии генов, а не точковых мутаций в структурных генах.

Человек (*Homo sapiens*) и шимпанзе (*Pan troglodytes*) относятся не только к разным видам, но и к разным родам и семействам. Человек принадлежит к сем. Hominidae, шимпанзе — к сем. Pongidae. Следовательно, должна существовать какая-то трансформация, приводящая к такой крупной модификации, которая может вызвать различие, разделяющее семейства, не вызывая при этом существенных изменений в структурных генах.

Новейшие палеонтологические данные подтверждают возможность внезапного возникновения видов

Врба (Vrba, 1984) провела обширное исследование эволюции африканских млекопитающих от миоцена до современной эпохи. Она определяла продолжительность существования видов у антилоп (Bovidae) и у других групп. Врба пришла к выводу, что имели место синхронные волны, которые вели к внезапному появлению отличительных признаков, сохранявшихся затем на протяжении длительных периодов времени. Как она указывает, эти данные свидетельствуют в пользу не последовательного видообразования, основанного на накоплении мелких изменений, а внезапного взрыва видовых признаков, которые затем закреплялись.

Виды, роды и семейства могут возникать многими способами

Согласно общепринятой точке зрения, виды возникают главным образом путем: 1) мутаций структурных генов, т. е. генов, детерминирующих синтез белков; 2) хромосомных перестроек; 3) случайных событий; 4) многочисленных мелких и последовательных генетических изменений; 5) медленного процесса трансформации. Это далее ведет к превращению видов в роды и родов в семейства.

Имеющиеся в настоящее время данные указывают на то, что в этих эволюционных процессах могут участвовать весьма различные механизмы. Кроме того, в видообразовании могут использоваться не один, а несколько механизмов.

1. Каждая трансформация обусловливалась упорядоченностью, заданной исходной организацией минеральных компонентов клетки и сохранением нескольких нуклеотидных последовательностей ДНК от прокариот и эукариот до человека (см. Lima-de-Faria, 1983).

2. Модификации минеральных компонентов, происходящие, например, в результате изменений проницаемости мембран, возможно, участвуют в трансформации видов, поскольку они

оказывают воздействие на базовые типы структур (см. гл. 7 и 9).

3. Из этих процессов нельзя исключить также изменения физических факторов, таких как гравитация, которые ведут к изменениям в послойном распределении макромолекулярных компонентов в оплодотворенном яйце (см. гл. 5). Модификации, вызванные химическими и физическими факторами, могут передаваться потомкам, поскольку разделение между соматическими клетками и клетками зародышевого пути не такое строгое, как полагали прежде (см. гл. 22).

4. Не исключается и участие изменений структурных генов, но они, вероятно, зависят главным образом от физико-химических ограничений, присущих строению клетки и ДНК (см. гл. 14 и 17).

5. Кроме того, эволюция ДНК может зависеть от внутренней и внешней среды. Известно, что такой физический фактор, как температура, канализирует нуклеотидный состав ДНК (см. гл. 19). Можно ожидать, что у высших позвоночных, таких, как птицы и млекопитающие, терморегуляция, обеспечивающая постоянство температуры клеток, канализирует изменения нуклеотидных последовательностей как структурных, так и регуляторных участков ДНК (см. гл. 16).

6. Совершенно очевидно значение хромосомных перестроек, которые так часто называли источником трансформации видов. Создается, однако, впечатление, что они возникают и поддерживаются упорядоченными процессами, обусловленными главным образом исходным строением хромосомы. В их установлении должна была участвовать упорядоченность, определяющая оптимальные генные территорин в пределах центромеро-теломерного поля.

7. Во внезапном образовании добавочных копий специфических последовательностей ДНК участвуют и внутренние, и внешние факторы. Число копий может регулироваться самой хромосомой. Их резкое изменение может обусловливаться и средовыми факторами (см. гл. 1 и 22).

8. Наряду с совершенно очевидными медленными изменениями возможны и быстрые изменения. Это объясняется тем, что многие резкие структурные и функциональные изменения совершаются без участия структурных генов; они определяются изменениями в регуляторной ДНК и даже внешними факторами, влияющими на секрецию гормонов (см. гл. 21). Структурные гены, по-видимому, играют в эволюцни скромную роль по сравнению с ролью нуклеотидных последовательностей регуляторных ДНК.

9. Первоначальные процессы, ведущие к трансформации видов, родов и семейств, не всегда протекают медленно (см.

гл. 18). Медленными являются, по-видимому, более поздние события, порождаемые разного рода мелкими подгонками. Для главной трансформации не нужны миллионы лет или тысячи случайных мутаций.

Результаты изучения автоэволюции позволяют сформулировать более многостороннюю и связную концепцию трансформации видов.

К этому можно добавить, что вымирание видов в результате катастроф необязательно: возможно, у них существуют некие часы, определяющие продолжительность их существования. Наличие у млекопитающих часов, ограничивающих число делений соматических клеток, хорошо известно (Hayflick, 1980). Не исключено, что эти клеточные часы проявляют себя и на видовом уровне (Lima-de-Faria, 1983).

Глава 22

В какой степени среда и процесс развития способны модифицировать гены

Постулированное Вейсманом разделение зародышевой плазмы и сомы — одна из основных догм неодарвинизма

Как указывает Поллард (Pollard, 1984), становлению неодарвинизма способствовала теория Вейсмана (Weismann, 1983), согласно которой сома не оказывает никакого воздействия на клетки зародышевой линии. Как считал Вейсман, сома функционально полностью отделена от клеток зародышевой линии, т. е. изменение генетической информации, содержащейся в соматических клетках, нельзя рассматривать как вклад в эволюционный процесс. Иными словами, изменения, возникающие в фенотипе данного организма под влиянием физико-химических факторов внешней среды, не оказывают влияния на клетки зародышевой линии, а поэтому не могут передаваться по наследству. Из этого исходного разделения организма на два компартмента возникли концепции генотипа и фенотипа.

Следует учитывать, что теория Вейсмана создавалась в то время, когда генетика еще даже не родилась, а биохимия делала лишь первые шаги. Бо́льшая часть физиологических процессов совершенно не была известна. С развитием генетики и биохимии положение, по-видимому, существенно не изменилось, потому что гены были помещены в непроницаемый компартмент клетки — ядро — и макроскопические модификации, вызываемые внешней средой, как казалось, не передаются потомкам. Неодарвинизм, наиболее активно развивавшийся в сороковые годы, использовал эту информацию для укрепления своих позиций.

Теория Вейсмана основана на следующих положениях:

1) каждый организм состоит из двух частей — зародышевой плазмы и сомы;

2) клетки зародышевой линии бессмертны, тогда как сома бренна;

3) зародышевая плазма не подвержена изменениям; на нее не оказывают влияния ни внешняя, ни внутренняя среда;

4) зародышевая плазма и сома образуют отдельные компартменты, которые не сообщаются между собой и не влияют друг на друга (Bynum et al., 1981).

В результате среда не может оказывать непосредственное влияние на эволюцию и уж менее всего — направлять ее, поскольку она неспособна воздействовать на клетки зародышевой линии ни непосредственно, ни через сому. Неодарвинизм рассматривает среду главным образом как ловушку, которая обусловливает дифференциальную смертность, или точнее, как мусорный бак, в который сбрасываются организмы, получившие «не те» мутации.

Неодарвинисты подчеркнуто исключают из эволюционного механизма генетическую информацию, измененную через посредство сомы, так же как и любую прямую физико-химическую регуляцию со стороны генетического материала. Сейчас ситуация в корне изменилась. Получено большое количество экспериментальных данных, свидетельствующих о неприемлемости такой интерпретации.

У растений нет разделения между клетками зародышевой линии и сомой

Уже давно стало очевидным, что у растений сома и зародышевая плазма не разделены (D'Amato, 1985). Если лист бегонии вместе с черешком отделить от растения, то у него вскоре появятся корни, а затем разовьется целостное растение, образующее цветки и плоды. Как показало микроскопическое изучение, регенерация начинается в обычной эпидермальной клетке листа, которая внезапно превращается в эмбриональную клетку (рис. 10.3). По данным Денфера и др. (Denffer et al., 1971), новое растение развивается из вполне дифференцированной эпидермальной клетки, которая становится тотипотентной.

Не все виды растений способны к регенерации, и до недавнего времени считалось, что их дифференцированные клетки лишены этой способности. Работы по гибридизации клеток заставили изменить это мнение. С помощью определенных ферментов можно без труда выделить из листьев протопласты, т. е. отдельные клетки без клеточных стенок. Если такие клетки гибридизовать с другими клетками или просто оставить в культуре, то протопласты восстанавливают свои клеточные стенки и при помещении в соответствующую среду формируют целые растения. Такая регенерация была получена на нескольких видах, в том числе на петрушке, табаке и картофеле (Dudits et al., 1980; Shepard, 1982). Как и у бегонии, новой зародышевой плазме, а затем цветкам и гаметам дают при этом начало единичные, полностью дифференцированные соматические клетки листа.

Теория Вейсмана неприменима к беспозвоночным

Чтобы установить, какого типа клетки участвуют в процессах бесполого размножения и регенерации у таких беспозвоночных, как губки, кишечнополостные и плоские черви, был проведен ряд экспериментов. У губок и кишечнополостных из небольшого кусочка тела может регенерироваться нормальное животное. У червя *Planaria maculata* любой фрагмент, будь то кусочек головы или хвоста, способен регенерировать целостный организм.

Оказалось, что регенерирующие клетки происходят из сомы (соматоциты), а не из резерва тотипотентных эмбриональных клеток. У губок амёбоциты геммул происходят из эктомезенхимы. Крупные клетки статобластов мшанок происходят из брыжейки (канатика). У особей, образующихся из этих клеток (соматоцитов), развиваются половые органы, т. е. гаметы происходят из соматических клеток (Агоп, Grassé, 1939; Barnes, 1980). Эти эксперименты показывают, что во многих случаях сома может дать начало клеткам зародышевой линии. Таким образом, теория Вейсмана неприменима к целому ряду беспозвоночных.

Неприменима теория Вейсмана и к позвоночным

Возможности регенерации у позвоночных ограничены. Амфибии и рептилии способны регенерировать только некоторые части своего тела, такие, как конечности и хвост, а млекопитающие вообще лишены этой способности. Это не означает, что сома и зародышевая плазма представляют собой совершенно отдельные компартменты, не оказывающие влияния друг на друга.

Мы покажем, что они взаимодействуют между собой и влияют друг на друга как в физиологическом, так и в генетическом плане.

Физиологическое воздействие плазмы на клетки зародышевой линии и регуляция этого воздействия со стороны внешней среды

Четко установлено, что гормоны, вырабатываемые клетками сомы, взаимодействуют с клетками зародышевой линии и направляют происходящие в них процессы.

У женщины гонадотропные гормоны гипофиза (ЛГ и ФСГ) регулируют овуляцию и менструальный цикл. Таким образом, сома оказывает физиологическое воздействие на клетки зародышевой линии при помощи постоянной системы химических

взаимодействий. Однако наиболее важное значение имеет зависимость функций самой сомы от сигналов, поступающих из внешней среды. Изменения длины дня, связанные со сменой времен года, детерминируют поступление гормонов в соматические ткани. Наступающее весной удлинение дня индуцирует у европейских птиц увеличение гонад. Вес семенников у некоторых видов возрастает в 500 раз. Это в свою очередь вызывает изменения в поведении птиц: самец занимает гнездовую территорию и начинает петь, а самка приступает к постройке гнезда. Кроме того, особи разного пола влияют друг на друга: чем интенсивнее пение самца, тем усерднее самка строит гнездо. Самец начинает петь под действием гормона тестостерона, однако «качество» песни зависит от навыков, которые ему удается перенять от более старых самцов (Eckert, Randall, 1978).

Цепь событий начинается с увеличения количества солнечного света, что стимулирует секрецию гормона сомой, а гормон в свою очередь воздействует на клетки зародышевой линии. Воздействие внешней среды осуществляется по разным каналам через органы зрения (количество света) и слуха («количество» и «качество» песни). Кроме того, в основе канализации размножения лежит чисто физико-химический процесс.

Условия, благоприятствующие индукции сомой генетических изменений в клетках зародышевой линии

Наши представления о возможности индуцирования сомой генетических изменений в клетках зародышевой линии коренным образом изменились под влиянием трех открытий: 1) РНК некоторых вирусов (ретровирусов) может выступать в роли генетического материала; 2) синтез ДНК может осуществляться в результате обратной транскрипции; 3) ДНК клеток млекопитающих и других видов переносится из одной хромосомы в другую в виде транспозонов.

Стееле (Steele, 1979), изучавший эту проблему, показал, что при некоторых условиях происходит перенос тРНК из соматических клеток в клетки зародышевой линии и интеграция этих РНК в последние в форме ДНК. В иммунной системе антигены стимулируют клетки-предшественники лимфоцитов к образованию больших количеств мРНК, которая может захватываться ретровирусами. Известно, что все клетки млекопитающих содержат ретровирусы и что эти последние способны осуществлять трансдукцию генов хозяина внутри клеток и между клетками (Baxt, Meinkoth, 1970). Ретровирусные частицы помимо своих собственных генов содержат разнообразные нековалентно связанные молекулы РНК, в том числе небольшие молекулы РНК и тРНК (Ikawa et al., 1974). Следовательно, пу-

тем захвата РНК, трансдукции в клетки зародышевой линии и обратной транскрипции с образованием ДНК (как показал Temin, 1976) информация, экспрессированная в соматических клетках, может быть введена в клетки зародышевой линии.

Вторая группа данных связана с подвижными генетическими элементами (транспозонами), которые обнаружены в клетках млекопитающих, а также у бактерий, дрожжей, насекомых и у цветковых растений (Calos, Miller, 1980; Shapiro, Cordell, 1982; Temin, Engels, 1984). Их повсеместное обнаружение наряду с данными о том, что гены рРНК способны проходить через ядерную оболочку и проникать в цитоплазму (Jaworska, Lima-de-Faria, 1973), привели Строуна и др. (Stroun et al., 1977) к заключению о существовании циркулирующей информационной ДНК, участвующей в коммуникации между клетками.

Данные об интеграции генов в зародышевую плазму

О переносе соматической ДНК в зародышевую плазму и ее интеграции в клетки зародышевой линии свидетельствуют следующие экспериментальные данные: 1) между ДНК ретровирусов и транспозонами обнаружена поразительная гомологичность (Temin, 1982; Temin, Engels, 1984); 2) у дрозофилы Р-транспозон легко интегрируется в клетки зародышевой линии и более активен в них, чем в соматических клетках (Temin, Engels, 1984); 3) ген ксантиндегидрогеназы, введенный в Р-транспозон и перенесенный методом микроинъекции в ооцит дрозофилы, интегрировался и исправлял дефект локуса *rosy* (*ry*^{l}) как у взрослой особи, так и у ее потомков (Rubin, Spradling, 1982).

Аналогичный эксперимент был проведен на позвоночных. В оплодотворенные яйца животных вводили ДНК методом микроинъекции и имплантировали эти яйца в половые пути псевдобеременных самок (Gordon et al., 1980). С помощью такого внедрення чужеродного гибридного гена в зачатковые клетки были получены гигантские мыши. Промотор гена металлотионеин-I мыши был слит со структурным геном гормона роста крысы и введен методом микроинъекции в мышиные яйца. Рост мышей резко усиливался. Чужеродная ДНК включалась в хромосомы мыши и передавалась через клетки зародышевой линии (Palmiter et al., 1982).

Химические факторы среды способны канализировать генетическую конституцию

Амплификацию гена, т. е. увеличение числа копий определенной последовательности ДНК, теперь можно выявить и измерить в различных эукариотических клетках. Более того, по-

лучены данные о том, что обусловленные средовыми факторами генетические изменения, которые, как считали прежде, встречаются только у бактерий, происходят и у эукариот.

Известно, что гены, детерминирующие устойчивость бактерий к лекарственным веществам, часто бывают локализованы в плазмидах и усиленно амплифицируются в присутствии этих веществ (Perlman, Rownd, 1975; Rownd et al., 1978). Это генетическое изменение, направляемое внешней средой и имеющее важнейшее значение для понимания молекулярного и генетического механизма эволюции, при обсуждении данной проблемы обычно оставляли без внимания. Выдвигался довод, что это явление наблюдается только у бактерий, но не у высших организмов и, в частности, не у высокоорганизованных млекопитающих.

Недавно такая же направленная генетическая реакция на внешнюю среду была получена на мышиных клетках. При обработке культуры клеток лекарственными веществами можно получить устойчивые линии. Так, поэтапное повышение содержания в среде метотрексата привело к соответственному поэтапному повышению уровня одного из ключевых ферментов — дигидрофолатредуктазы. Это повышение достигало стократного и было вызвано увеличением числа генов, кодирующих этот фермент (Alt et al., 1978). У клеток китайского хомячка устойчивость к антифолату сопровождается амплификацией гена, кодирующего дигидрофолатредуктазу (Lewis et al., 1982; Morgan et al., 1986).

В обоих случаях имеющиеся данные свидетельствуют о генетическом изменении в хромосомах, которое представляет собой направленную мутацию, поскольку приводит к специфическому генному изменению; амплификация же гена детерминируется изменением во внешней среде. Описанные эксперименты показывают, что внешняя среда способна канализировать генетическую конституцию про- и эукариотических клеток в направлении, непосредственно зависящем от их состава.

Сходная связь наблюдается у растений. Химические изменения в среде (например, внесение в почву определенного удобрения) изменяют степень избыточности генов, кодирующих 25S- и 18S-рРНК у льна (Timmis, Ingle, 1973; Cullis, 1979, 1984).

Биологическая эволюция — результат как изменений в клетках зародышевой линии, так и событий в эмбриональном и постнатальном развитии

Как было показано на предшествующих страницах, недавние результаты, полученные в физиологии растений и цитогенетике, а также в работах по переносу генов у млекопитаю-

щих, свидетельствуют о возможности передачи изменений, возникающих в соматических клетках. 1. Соматические клетки могут функционировать как клетки зародышевой линии. 2. Сома не отделена строго от клеток зародышевой линии. 3. Внешняя среда изменяет гены специфическим образом.

Эти данные требуют коренного пересмотра существующих в настоящее время взглядов на источники изменений, участвующих в эволюционном процессе. Эмбриональное и постнатальное развитие прибегает к решениям, которые эволюция вынуждена использовать. Такая ситуация создает новую зависимость между развитием и эволюцией — двумя биологическими процессами, которые прежде считались несвязанными. В процессе развития вырабатываются решения, используемые эволюцией, а эволюция вырабатывает решения, включающиеся в процесс развития.

В создании эволюционных новшеств процесс развития играет, по-видимому, столь же важную роль, как и клетки зародышевой линии

Согласно законам Геккеля (Haeckel, 1875) и фон Бэра (Von Baer, 1828), онтогенез повторяет филогенез, а филогенез служит основой онтогенеза. Позднее было показано, что повторяются не взрослые стадии, а ранние или личиночные стадии (De Beer, 1958). Закон Геккеля предстает теперь в новом свете. Зависимость существует, но она, оказывается, направлена в обратную сторону. Не филогенез служит причиной онтогенеза, а эмбриональное развитие представляет собой главный источник эволюционного изменения. В онтогенезе сохранились некоторые стадии эволюции по той простой причине, что он создал многие из них.

Процесс развития предоставляет упорядоченные возможности иного типа, нежели клетки зародышевого пути. В эмбриональный и постнатальный периоды канализированные процессы организации минералов и сплайсинга генов могли легко привести к упорядоченным комбинациям. Вегетативное размножение у растений и беспозвоночных и рекомбинацию генов, а также перенос генов вирусами у позвоночных можно отнести к числу механизмов закрепления, или фиксации, этих новшеств в линии зародышевых клеток.

Модификации, допускаемые линией зародышевых клеток, принадлежат к другому типу. Они, по-видимому, были в основном результатом хромосомных перестроек и кроссинговера.

Возможность изменения сплайсинга генов в процессе развития хорошо установлена на молекулярном уровне в случае генов иммуноглобулина, изменяющих свое местоположение во время эмбрионального развития (Brack et al., 1978).

Таким образом, в качестве источников упорядоченной изменчивости, создающей поток биологической эволюции, события, происходящие на молекулярном уровне в периоды эмбрионального и постнатального развития, могут иметь такое же важное значение, как и события, происходящие в клетках зародышевой линии.

Четыре стадии во взаимодействиях между средой и организмом

Установить зависимость между средой и организмом затруднительно по сей день, так как их взаимодействия не были разбиты на различные стадии. Между тем можно выделить четыре такие стадии.

1. *Возникновение в среде.* Живые организмы построены из химических соединений, которые имелись в среде до появления жизни, и следуют по пути их автоэволюции. Такое происхождение создало импринт, сделавший организм чрезвычайно сходным с его средой.

2. *Независимость от среды.* Извлекая из среды необходимые вещества, живые системы в то же время приобрели собственную организацию, что дало им возможность выделиться из окружающей среды в виде самостоятельных структур.

3. *Противодействие среде.* Живые организмы не только приобрели независимость, но в процессе эволюции выработали механизмы, которые сделали их способными противодействовать изменениям среды, жестко стабилнзируя организацию своих клеток. Примерами служат клеточные буферы и терморегуляция у млекопитающих (гл. 16).

4. *Воздействие среды.* Обладая способностью противодействовать влиянию внешней среды, организм в то же время содержит компоненты, позволяющие ему получать информацию из этой среды и производить соответствующие изменения. Это хорошо установлено как для физических, так и для химических факторов. Воздействие света воспринимается через фоторецепторы, информирующие организм об изменениях интенсивности света, которые ведут к изменениям гормональной актнвности. Химические субстанции, например вода, участвуют в измеиениях формы и функции органов у растений и животных (гл. 19 и 21).

Модификации, вызываемые средой, многочисленны и прямо противоположны друг другу

Одним из источников путаницы и бесплодных рассуждений в области эволюции служит неспособность исследователей отделить друг от друга различные типы модифнкаций, вызывае-

мых средой. Влияние среды неоднозначно, и ее многочисленные воздействия противопоставляются одно другому, порождая антитетические ситуации. Создание классификации этих различных воздействий поможет осветить одну из центральных проблем эволюции.

Модификации, создаваемые средой, делятся на несколько основных типов. Бо́льшая часть приведенных ниже примеров рассматривается в других главах.

1. *Связаны со средой.* Пример: рост корней растения в направлении, определяемом земным притяжением — геотропизм (см. гл. 5).

2. *Не связаны со средой.* Пример: процесс фотосинтеза у растений, все еще не оптнмизировавшийся за миллион лет (см. гл. 24).

3. *Связаны с организацией генотипа.* Пример: добавление химических веществ к культуральной среде или почве приводит к амплификации генов в животных и растительных клетках (см. гл. 22).

4. *Не связаны с организацией генотипа.* Пример: многие физические и химические факторы вызывают мутацию того или иного типа. Однако зависимость между данным фактором и типом вызываемой им мутации в большинстве случаев обнаружить не удавалось. Вопрос этот все еще остается неясным. Однако недавно было установлено, что мутирование — процесс упорядоченный (Botstein, Shortle, 1985; Bernardi, Bernardi, 1986; см. гл. 19).

5. *Не приводят к перманентной модификации генотипа.* Пример: фенотипические модификации формы тела и функции во многих случаях не передаются потомкам. Это хорошо известное явление, установленное классической генетикой.

6. *Приводят к перманентной модификации генотипа.* Пример: у растений и у животных нет строгого разграничения между сомой и клетками зародышевой линии. Синтез ДНК на РНК с помощью обратной транскриптазы обусловливает введение в геном информации, содержащейся в РНК. С помощью соответствующих переносчиков можно вводить чужеродные гены в клетки зародышевой линии беспозвоночных и позвоночных (см. гл. 22).

Модификации генотипа многочисленны и прямо противоположны друг другу

Модификации генотипа также многочисленны и антитетнчны. Их систематнзация может помочь разрешить другую проблему эволюции, породившую много споров. Модификации генотипа можно разбить на несколько главных типов. Бо́льшая

часть приводимых ниже примеров упоминалась в других главах.

1. *Связаны с генотипом.* Пример: после делеции или добавления определенного гена генотип вновь доводит число генов до первоначального, как в случае магнификации генов у дрозофилы (см. гл. 17).

2. *Не связаны с генотипом.* Пример: большое количество ДНК, имеющееся у высших растений и животных, которое не коррелирует со сложностью данного организма (см. гл. 23).

3. *Связаны со средой.* Пример: образование плазмид в бактериальной клетке дает ей возможность воспроизводить генотип, избегая воздействия изменений среды (см. гл. 17).

4. *Не связаны со средой.* Пример: очень крупные изогнутые зубы ископаемого саблезубого тигра, вынуждавшие его всегда держать пасть открытой (см. гл. 24).

5. *Приводят к перманентной модификации среды.* Пример: возникновение растений в процессе эволюции создало новую атмосферу, всегда богатую кислородом (см. гл. 7).

6. *Не приводят к перманентной модификации среды.* Пример: во многих случаях активность генов, по-видимому, не оказывает перманентного влияния на среду (например, генные продукты, метаболизируемые клеткой). Этот аспект неясен и требует дальнейших исследований.

Часть VI

Автоэволюционизм позволяет разъяснить «загадочные факты» эволюции

Глава 23

Эволюция отдельного организма — симбиоз многих автономных эволюций

Эволюция несет в себе центральную антитезу, выражающуюся в перманентной интеграции и автономии

Автоэволюции присущ антитетический элемент, которому принадлежит главная роль в ее возникновении и развитии. Она интегрирует части в целое, но в то же время эти части сохраняют свою автономность и стремятся высвободиться из более крупной единицы, в которую они включились.

Это явление очевидно на любом уровне, и его освещение позволяет разъяснить многие противоречивые ситуации, встречающиеся в эволюции и ставившие нас прежде в тупик.

1. Атом представляет собой некую целостность, он ведет себя и функционирует как отдельная единица, но автономная эволюция входящих в его состав элементарных частиц может вызвать расщепление атома, как при радиоактивном распаде.

2. Молекула также представляет собой нечто целое, но автономная эволюция атомов заставляет ее вступать во взаимодействие с другими молекулами и изменять свою природу, т. е. участвовать в так называемых химических реакциях.

3. Каждый минерал имеет определенный химический состав, но он может встречаться во многих формах и соединяться с другими минералами.

4. Клетка представляет собой ассоциацию многих органелл, каждая из которых сохраняет некоторую автономию, но в то же время интегрирована в целое. Как отмечает Маргулис (Margulis, 1971), эукариотическая клетка — это «симбиотическое объединение нескольких клеток, не имеющих ядер». В настоящее время мы располагаем молекулярными данными, указывающими на родство митохондрий с бактериями и хлоропластов — с сине-зелеными водорослями. Симбиотическое происхождение жгутиков подтверждается также симбиозом спирохет с протистами (Margulis, Schwartz, 1982).

5. Живой организм состоит из отдельных клеток, обладающих особыми свойствами и собственными функциями; однако все эти клетки должны принадлежать данному целому и удерживаются под его контролем с помощью системы химических посредников (главным образом гормонов). Организм развива-

ется из одной клетки и в процессе роста не только приобретает новые клетки, но и постоянно отбрасывает старые; примером служат клетки крови, которые непрерывно обновляются. Раковые клетки — это клетки с автономным поведением, образующие ткани, которые не подчиняются регуляции со стороны организма как целого.

6. Сообщества животных и человека поддерживаются как целостные системы с помощью физических и химических коммуникационных механизмов и процессов сборки, но составляющие их индивидуумы сохраняют свою автономию и отстаивают ее, противопоставляя себя группе, как это бывает при революциях, миграциях в другие страны и формировании отдельных сообществ.

Самосборка — процесс, ведущий к унификации. Он наблюдается повсюду, от элементарных частиц до человеческих обществ. Самосборка приводит к созданию четко выраженных единиц. Самоавтономия ведет к независимости. Она также распространена везде, начиная от элементарных частиц и до человеческих обществ. Она обеспечивает сохранение индивидуальности.

Вот почему в биологической эволюции организм никогда не бывает полностью приспособлен ни к самому себе, ни к окружающей среде.

Эволюция организма представляет собой мозаику из нескольких автономных эволюций

Живой организм обычно рассматривают как целостную единицу, претерпевающую эволюционное развитие. В таком подходе кроется одна из главных причин наблюдаемой ныне путаницы в этой области. На самом деле организм представляет собой результат множества отдельных и автономных эволюций, которые протекают с различной скоростью. Фактически мы имеем дело с симбиотической эволюцией. То, что прежде, когда эволюционирующий организм рассматривали как обособленную единицу, казалось парадоксом, находит простое и логичное объяснение, если рассматривать автономные эволюции его компонентов как отдельные процессы.

Можно привести немало примеров сказанному. В табл. 23.1 собрано лишь несколько наиболее наглядных примеров. В одном организме имеются компоненты, эволюционирующие по отдельности, которые могут «сотрудничать» или «конфликтовать» друг с другом. К таким компонентам относятся: элементарные частицы, химические элементы, минералы, липиды, полисахариды, РНК, пептиды, ДНК, клетки, хромосомы и гены. Каждый из них обладает собственной изначальной физико-хи-

Таблица 23.1. Некоторые автономные эволюции, происходящие в пределах одного организма, и их последствия

Компонент, претерпевающий автономную эволюцию	Последствия избыточного образования данного компонента
Элементарные частицы	Испускание света и выработка электричества живыми организмами
Химические элементы	Обилие таких элементов, как кислород, водород, азот и углерод
Минералы	Частое наличие кристаллов в клетках растений
Липиды	Образование в клетке мембран различных типов (эндоплазматический ретикулум, ядерные, митохондриальные и др.)
Полисахариды	Образование разнообразных продуктов, содержащихся в клеточных стенках, и запасных веществ
РНК	Синтез крупных молекул РНК, транскрибированных с интронов и не используемых в качестве мРНК
Пептиды	Образование небелковых пептидов, содержащихся в особенно больших количествах в растениях
ДНК	Наличие больших количеств ДНК, не соответствующих сложности организма
Клетки	Избыточное образование половых клеток. Автономное образование больших количеств клеток при раковых заболеваниях
Гены	Избыточность многих генов. Образование большого количества некоторых генных продуктов, детерминирующих развитие крупных зубов, длинных рогов и других образований
Хромосомы	Избыточность хромосом при полиплоидии

мической организацией, которая следует по собственным каналам, заданным самосборкой. Они не должны все время подстраиваться под эволюционные направления других компонентов. Каким образом они продолжают сохранять свою независимую эволюцию и в какой степени они влияют на эволюцию других компонентов, еще предстоит выяснить.

Важно понять, что эволюция, определяемая физико-химическими свойствами фосфатных групп или оснований РНК и ДНК, может быть совершенно независимой от эволюции, обусловленной воздействием внешней среды на фенотип данного организма. Кроме того, возможно, что эволюция, обусловленная физико-химическими свойствами клеточных мембран, не связана непосредственно с физико-химическими свойствами гормонов, вырабатываемых в ответ на изменения, происходящие в среде.

Многие молекулярные комплексы появились до возникновения клетки и приобрели собственные каналы эволюции еще до того, как произошло их объединение. С появлением клетки эти комплексы начали сотрудничать во многих направлениях, но сохранили при этом собственные правила поведения, которые

не могли быть отброшены; в противном случае они не смогли бы выжить как макромолекулярные комплексы и распались бы. Этим и объясняется избыточное количество некоторых компонентов в клетках многих типов, приводящее в недоумение цитологов и генетиков.

Примерами автономной эволюции элементарных частиц служат испускание вспышек света органами свечения головоногих моллюсков и электрические разряды напряжением до 200 В у рыб (Romer, Parsons, 1978). Свечение обусловлено образованием избыточного количества фотонов, а электрические разряды — избытком электронов (табл. 23.1).

Такие факты, как наличие избыточного количества небелковых пептидов у растений (Bell, 1980) или избыток ДНК, не соответствующий сложности организмов (Sparrow et al., 1972), породившие столько спекуляций, вдруг получили простое объяснение. То же самое относится к органам, имеющим очень большие размеры или необычную форму, например к саблевидным зубам вымерших тигров или огромным рогам вымерших видов оленей. Для их образования необходим синтез больших количеств определенных генных продуктов, что достигается в результате автономной эволюции генов и при этом необязательно эволюции организма как целого. До сих пор было принято считать, что все молекулярные процессы, протекающие в организме, были отрегулированы отбором и доведены до оптимального режима взаимодействия и интеграции. Имеющиеся в настоящее время данные не подтверждают такую точку зрения. Известная степень интеграции и кооперации, очевидно, существует (иначе клеточные процессы и механизмы не могли бы функционировать), однако это вовсе не то же самое, как если бы эволюция всех процессов следовала по одному и тому же пути.

Вдруг оказалось, что многие явления, для объяснения которых приходилось придумывать всевозможные особые типы отбора, можно объяснить наличием отдельных эволюционных каналов, определяемых физико-химическими параметрами, заложенными в организации каждого уровня. Эти параметры — часть физического, химического и минерального импринтов, которые были описаны в гл. 5, 7, 9 и 10.

То же самое относится и к фенотипу организма. Длинная шея жирафа, хобот слона... Ни одно из этих отклонений не представляет собой «адаптацию, созданную отбором»; они существуют, потому что являются продуктами независимых эволюций различных молекулярных комплексов организма, развивавшихся по своим собственным каналам, независимо от последствий, которые это могло иметь для фенотипа организма. Длинная шея у жирафа и хобот у слона существуют не пото-

му, что эти животные приобрели их в результате отбора, а потому, что минеральные вещества клетки, основания ДНК и фосфолипиды мембран изменили свои химические взаимодействия.

Ситуация, направленная против индивидуума, может воспроизводиться как таковая по той простой причине, что химические каналы клетки не способны создать ничего другого.

Идея, которую я стараюсь выразить, состоит в том, что организация каждой данной клетки с поразительным упорством идет своими собственными путями, независимо от того, куда эти пути могут привести индивидуум, сообщество или жизнь вообще.

Этим я не хочу сказать, что организация клетки не способна реагировать на среду и приводить свои функции в соответствие с ней. Как было показано в других главах, клетка это делает, однако суть состоит в том, что, независимо от такой вторичной способности реагировать на среду, в клетке имеется некий главный компонент, обязывающий ее эволюционировать главным образом как симбионт автономных эволюций.

Ограниченная эволюционная роль дифференциального размножения и гибели

Противодействие среде и гибели — составная часть первоначальной организации жизни. Оно появляется в момент возникновения жизни и сопровождает ее на всех уровнях, вплоть до типа (гл. 16—18).

Несмотря на чрезвычайную эффективность этого противодействия, размножение организмов остается дифференциальным, а их гибель вызывается различными причинами. В качестве главного аргумента при этом выдвигалось то, что эти два фактора играют первостепенную роль в эволюции, допуская размножение и выживание лишь тех особей, которые обладают некоторыми определенными признаками. Однако в свете автоэволюционизма приводимые доводы кажутся малоубедительными по следующим причинам.

1. Биологическая эволюция — завершающий процесс, основные события которого были канализированы тремя предшествовавшими ей эволюциями. Сама биологическая эволюция может следовать лишь по определенным направлениям, независимо от того, какие организмы при этом выживают.

2. Сам биологический уровень стал заложником цикла взаимодействия, установившегося между белком, ДНК и РНК. Это еще больше сократило число альтернатив и заставило клетку повторять некоторые пути, независимо от преобладающих обстоятельств.

При дифференциальном размножении и дифференциальной гибели свойства, исчезающие вместе с погибающими индивидуумами, будут появляться вновь и вновь у других индивидуумов, которые, как казалось, не обладали этими свойствами. Об этом свидетельствует явление так называемой конвергенции, состоящей в использовании данным организмом какого-то, казалось бы давно утраченного, способа решения некой проблемы или использования такого способа организмами, не связанными с ним близким родством. Конвергенция наблюдается на всех уровнях — от молекул до сообществ животных (гл. 24 и 26).

Следовательно, дифференциальная гибель и дифференциальное размножение, по-видимому, играют в эволюции второстепенную роль.

Глава 24

Объяснение адаптации с точки зрения автоэволюционизма

Главные «загадочные факты» эволюции и их интерпретация

Тэйлор (Taylor, 1983) перечисляет «загадочные факты» эволюции, которые, по его мнению, полностью противоречат концепции случайной трансформации видов. До него пришли к такому же заключению и многие другие. Важно отметить, что за долгие годы изучения мутационного процесса и статистического анализа популяций этой проблемы не касались. К загадочным фактам относятся: 1) существование определенных направлений эволюции; 2) многократное возникновение в процессе эволюции одного и того же явления; 3) формирование определенных структур до того, как они стали необходимы; 4) наличие адаптаций, являющихся результатом многих координированных процессов; 5) существование организмов н генов, которые почти не эволюционируют.

Уже на заре эволюционных исследований были введены термины для описания этих явлений. Однако они обычно не используются, потому что от соответствующих явлений либо отмахнулись, либо посчитали, что они полностью объясняются отбором. Такими терминами были: 1) ортогенез; 2) конвергенция или параллельная эволюция; 3) преадаптация; 4) адаптация; 5) консерватизм. Примеров этих явлений можно привести много, и они неоднократно описывались в большинстве книг по палеонтологии, ботанике, зоологии и эволюции. Мы ограничимся лишь несколькими из них.

Ортогенез. Классическим примером служит эволюция зубов и копыт у лошадей, изменявшихся в определенных направлениях (рис. 24.1). Некоторые неодарвинисты, например Грант (Grant, 1963, 1977), отрицают ортогенез, поскольку они неспособны объяснить его на основе случайности и естественного отбора.

В рамках автоэволюционизма ортогенез представляется прямым результатом канализации, внутренне присущей эволюциям, которые предшествовали биологической эволюции, и результатом автономных эволюций, происходящих в пределах клетки и организма.

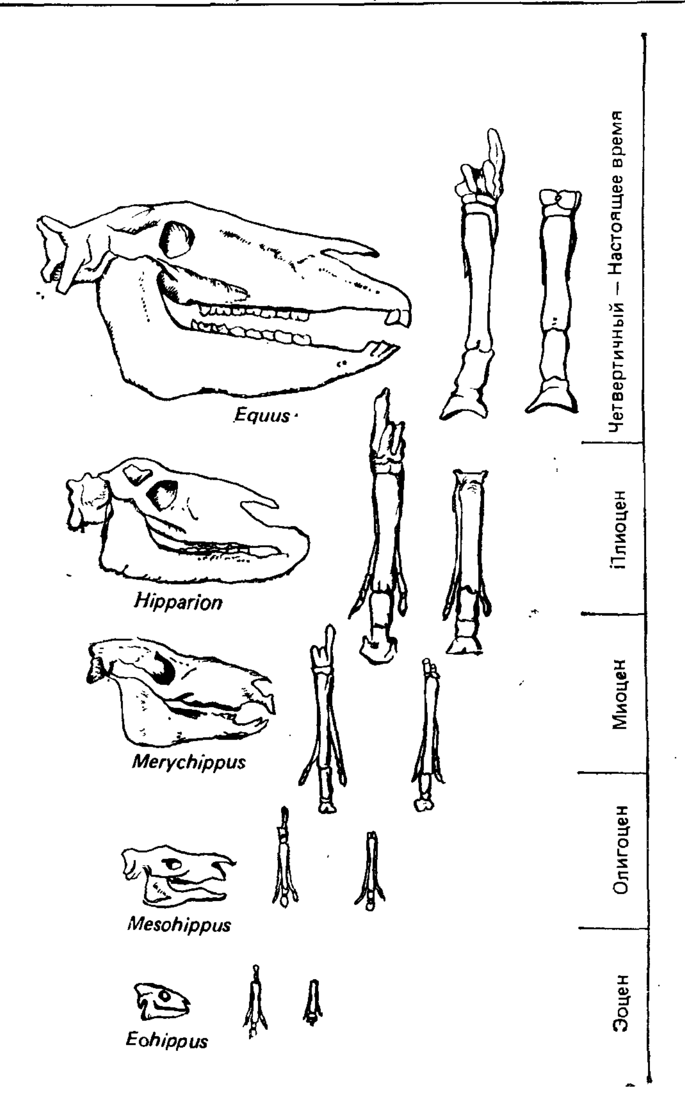


Рис. 24.1. Классический пример ортогенеза: эволюция лошади в Северной Америке с ранней эпохи третичного периода (эоцен) до настоящего времени (Cuénot, 1932).

Конвергенция проявляется на молекулярном, клеточном и организменном уровнях; случаев конвергенции так много, что о ней можно написать целый трактат. По словам Масаки (Masaki, 1984), «фотопериодизм как средство сезонной адаптации — один из самых замечательных примеров конвергентной эволюции, встречающейся как у животных, так и у растений». Другим примером служит параллельное развитие способности к биолюминесценции во многих классах животных. Конвергенция прослеживается также на уровне молекулярного строения хромосом: одни и те же последовательности ДНК обнаруживаются в одном и том же месте молекулы у неродственных видов (Lima-de-Faria, 1980a). Эволюция сумчатых в Австралии протекала почти так же, как эволюция плацентарных млекопитающих в Евразин (рис. 24.2 и 24.3). Симпсон (Simpson, 1980) подчеркивает, что явление эволюционной конвергенции «все еще не дает покоя палеонтологам и другим биологам». Теперь конвергенцию можно рассматривать как результат того, что хромосома и клетка обладают жесткой организацией и следуют по своим собственным эволюционным направлениям, до некоторой степени независимо от среды. Примером служит замкнутый цикл, в котором участвуют белок, ДНК и РНК. Синтез белков невозможен без РНК и ДНК. ДНК не может воспроизводиться или функционировать без белка (например, без ферментов, необходимых для репликации и транскрипции). Кроме того, РНК онкогенных вирусов не может репродуцироваться, если не синтезируется ДНК, и в этом процессе используется белок — обратная транскриптаза (Baltimore, 1976; Kornberg, 1980; Varmus, 1987). Как только клетка оказалась включенной в жесткую последовательность химических каналов, она была вынуждена вновь и вновь принимать одно и то же решение, независимо от того, в какой она находилась среде.

Консерватизм. Классическими примерами консерватизма служат такие виды, как *Gingko biloba*, акула и опоссум, которые практически не изменялись на протяжении миллионов лет. Многие гены, например гены, определяющие синтез рРНК, не претерпели существенных изменений со времени появления бактерий. Консерватизм — это выражение той внутренней упорядоченности, которая направляла автоэволюцию (рис. 24.4). Частным случаем консерватизма является атавизм, т. е. повторное возникновение признаков, которые, как казалось, были утрачены в процессе эволюции. Примером служит маленький хвостик, спорадически встречающийся у младенцев (Riedl, 1978) и напоминающий нам о наших обезьяньих предках. Существование у высших организмов прерывистого гена, способного реорганизовывать многие свои нуклеотидные последовательности, позволяет теперь дать таким случаям простое объ-



Рис. 24.2. Пример конвергенции: параллельная эволюция плацентарных млекопитающих и австралийских сумчатых млекопитающих (по Brehms, 1912, из Simpson, Beck, 1965; Dobzhansky et al., 1977).

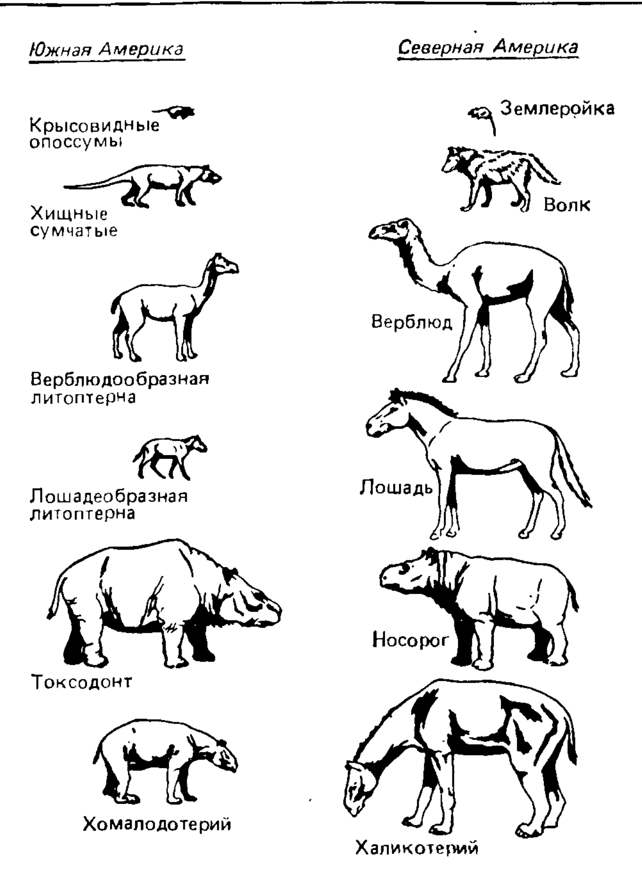


Рис. 24.3. Некоторые конвергентные формы (по большей части вымершие) среди млекопитающих Северной и Южиой Америки, изображениые в одном масштабе (Simpson· 1949).

яснение: этот ген может легко воспроизводить прежнне комбинации.

Адаптация и преадаптация. Большинство адаптаций вызывает разногласия среди эволюционистов по той простой причине, что их трудно объяснить с позиций неодарвинизма. Уже Дарвин считал, что появление адаптаций, таких, например, как глаз, которым необходима высокая степень коорднначии различных физико-химических процессов и генетических событий, нельзя объяснить отбором. Но неодарвинисты верят в отбор больше, чем сам Дарвин: «Адаптация — это процесс эволюционного изменения, с помощью которого организм находит все более и более удачное «решение» стоящей перед ним «проб-

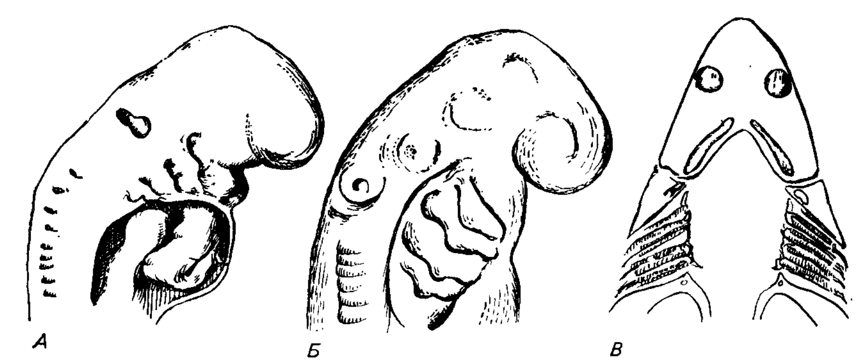


Рис. 24.4. Пример консерватизма: наличие жабер у зародыша человека (Caullery, 1931). *А*. Зародыш человека, у которого видны жабры. *Б*. Зародыш электрического ската (*Torpedo*). *В*. Голова акулы.

лемы», что приводит в конечном итоге к состоянию адаптированности» (Lewontin, 1982). Левонтин добавляет: «Бнологи-эволюционисты исходят из допущения, что каждый аспект морфологии, физиологии и поведения данного организма был создан естественным отбором как решение той или иной проблемы, поставленной средой».

Объяснение адаптации с позиций автоэволюционизма

Существование адаптации и сама ее возможность обусловлены следующими главными факторами.

1. Вся материя и энергия состоят из элементарных частиц одного и того же типа. Самая большая галактика состоит из тех же протонов, которые имеются в сердце млекопитающего.

2. Как показывают химические данные, атомы кислорода, входящие в состав эритроцитов человека и содержащиеся в окружающей атмосфере, идентичны.

3. Все компоненты живого мира — от простейших молекул до макромолекул, клеточных органелл, клеток и организмов — строились изнутри. К уже существовавшим атомам и молекулам не добавлялось ни одного атома и ни одной молекулы, которые не согласовывались бы с первоначальной структурой. Ничего не добавлялось случайно; все подвергалось проверке, и только после этого включалось в уже существующую структуру (см. гл. 11).

4. Среда обитания данного организма, состоит ли она из других организмов или из неживых компонентов, создавалась по тем же правилам благодаря автоэволюции. Для неживой среды характерен более низкий уровень организации, чем для живой. Различие выражается только в степени сложности комбинаций.

5. Атомы, входящие в состав живого организма, постоянно возвращаются в неживой мир в результате таких метаболических процессов, как дыхание, выделение и удаление из организма мочи и кала. Одновременно с этим в живой мир непрерывно возвращаются атомы из неживого мира в результате таких процессов, как фотосинтез, дыхание и усвоение пищевых продуктов. Этот обмен образует перманентный поток. Статичных сред или статичных организмов не существует.

6. Биологическая эволюция — явление не первичное, а завершающее. Живые организмы не только имеют неорганическое происхождение, но, что самое важное, биологической эволюции предшествовали три эволюции, канализировавшие ее и поддерживавшие частичную автономию этих организмов, когда они вышли на биологический уровень. В результате компоненты живого организма подчиняются тем же основным законам эволюции и, следовательно, не могут не взаимодействовать частично координированным образом с компонентами среды.

7. У живых организмов в процессе их построения возникли рецепторы, распознающие основные физико-химические факторы внешней и внутренней среды. Это фоторецепторы (растения и животные воспринимают свет), электрорецепторы (рыбы воспринимают электрические сигналы других рыб), барорецепторы (у человека имеются рецепторы, обеспечивающие возможность направлять кровоток против силы земного тяготения), хеморецепторы (беспозвоночные и позвоночные воспринимают химические сигналы) и терморецепторы (большинство животных ощущают температуру).

8. Рецепторы дают возможность не только обнаруживать соответствующие сигналы, но, что очень важно, измерять их. Они тщательно регистрируют воздействие данного фактора и информируют организм о точном числе достигающих его фотонов или молекул. Антенны некоторых насекомых способны «уловить» одну-единственную молекулу того или иного соединения (Schneider, 1969). Отдельная зрительная клетка глаза человека может зарегистрировать поглощение одного фотона (Schnapf, Baylor, 1987).

9. Информация, полученная в результате таких измерений, не остается на уровне рецептора, а передается другим клеткам или всему организму. Примером служат обнаруженные недавно у растений структуры, способные играть роль световода (Mandoli, Briggs, 1982). Другой пример — модификация биологических часов в результате изменений в среде (см. гл. 19). Третий — изменение кровяного давления у астронавтов в условиях невесомости, что влияет на кровообращение во всем организме (De Campli, 1986).

10. Организм непременно реагирует на изменения, происходящие в среде, но важно указать, что его реакция не всегда соответствует конкретному изменению. Реакция эта не обязательно принадлежит организму как целому, но может касаться только одного или нескольких его компонентов, которые эволюционируют самостоятельно (см. гл. 23).

11. Организм благодаря своей гормональной системе и способности к внутренней передаче информации имеет тенденцию реагировать как целое, однако такая реакция необязательно возникает 1) немедленно после изменений во внешней или внутренней среде или 2) при идеальных взаимоотношениях организм — среда.

12. Изменение не бывает «лучше» или «выгоднее», оно просто приводит к состоянию, отличному от прежнего. То, что в одном случае обеспечивает большее соответствие со средой, в другом создает противоположную ситуацию.

13. То, что обычно называют адаптацией, это то, что временно создает впечатление интегрированного процесса.

Фотосинтез и бессилие отбора

Один из основных догматов неодарвинизма состоит в том, что при наличии достаточно большого промежутка времени и соответствующей селекции можно получить любую адаптацию.

Фотосинтез — процесс, возникший на заре формироваиия клетки и игравший важнейшую роль в развитии жизни. Невольно встает вопрос: за столь длительное время, при таком продолжительном отборе на уровне клеток и организмов и таком большом физиологическом значении для других химических путей, какова эффективность этого процесса, созданного отбором? Ответ неодарвинистов очевиден: фотосинтез должен быть очень хорошо адаптирован. Однако, к сожалению, такой ответ основан на незнании физико-химических процессов. Обратимся лучше к биохимическим данным и прислушаемся к Ленинджеру (Lehninger, 1975): «Эффективность фотосинтеза в природе гораздо ниже, чем 38%, т. е. ниже величины, характерной для основных молекулярных процессов. Исходя из количества углерода, связываемого кукурузным полем за один вегетационный период, было установлено, что из всей солнечной энергии, падающей на поле, лишь 1—2% запасается в форме новых продуктов фотосинтеза; дикорастущие растения дают гораздо меньше — лишь 0,2%».

Принято считать, что фотосинтез возник на Земле вместе с сине-зелеными водорослями, т. е. ±3200 млн. лет назад (Press, Siever, 1982).

Адаптация — состояние в основном внутреннее; в нем нет ничего перманентного, полного или оптимального

Неодарвинизм рассматривает адаптацию как состояние 1) главным образом внешнего происхождения (создается отбором); 2) оптимальное (поскольку отбор имел возможность действовать на организмы с самого возникновения жизни) и 3) полное (поскольку организм представляет собой единицу эволюции). На самом же деле адаптация, напротив, состояние главным образом внутреннее, поскольку оно диктуется автоэволюцией.

Гораздо важнее, что адаптация никогда не бывает оптимальной и полной. Упомянутая выше автоэволюция создает состояние, всегда далекое от оптимального и полного. Кроме того, поскольку организмы и среды — системы динамичные, в адаптации нет ничего перманентного. Лишь незнание физико-химических процессов, происходящих в среде и в организме, создает у нас такое примитивное представление об этом состоянии.

Неодарвинистская интерпретация покровительственной окраски и мимикрии сталкивается со многими возражениями

Многие типы окраски и паттерны считаются «обманчивыми» и «покровительственными». Однако события, происходящие в природе, могут сильно отличаться от наших представлений о них; последние ограничиваются возможностями нашего собственного зрения и предвзятыми идеями.

1. *Многие хищные млекопитающие лишены цветового зрения.* Эти животные обнаруживают свою добычу главным образом по запаху и по движениям. Таким образом, то, что человеку кажется похожим на лист благодаря зеленой окраске или на насекомое благодаря красным тонам, совершенно иначе воспринимается млекопитающими, которые видят все, что их окружает, в черно-белых тонах, как люди, страдающие цветовой слепотой. Цветовое зрение обнаружено у некоторых рыб, амфибий, рептилий и птиц, но большинство млекопитающих не способно различать цвета; исключение составляют приматы (Eckert, Randall, 1978).

2. *Разные животные видят разные цвета.* Насекомые воспринимают ультрафиолетовую часть спектра. Иначе обстоит дело у человека, рептилий и птиц, которые также обладают цветовым зрением, но воспринимают разные области спектра. Так, например, цветок лапчатки *Potentilla reptans* имеет совершенно разные вид и окраску, если его сфотографировать в ультрафиолетовом или в видимом свете (рис. 24.5).

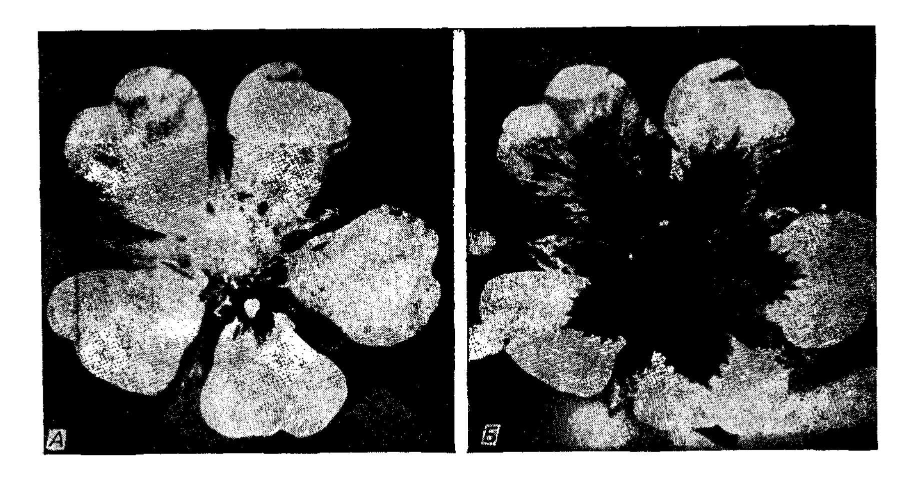


Рис. 24.5. Цветок лапчатки (*Potentilla reptans*), сфотографированный в видимой области спектра (*А*) и в ультрафиолетовом свете (*Б*). Эти две фотографии различаются по виду и по окраске. Шмели воспринимают как видимую, так и ультрафиолетовую части спектра. (Björn, 1973.)

3. *Подвижность жертвы выдает ее хищнику.* Насекомое, похожее на лист растения, на первый взгляд можно принять за лист, но как только оно начинает двигаться, враги легко обнаруживают его.

4. *Белая шкура белых медведей* считается классическим примером покровительственной окраски, возникшей в результате адаптации под действием естественного отбора. Однако, как указывает ряд авторов, белые медведи — крупные хищники, у которых нет естественных врагов в области их обитания. Белая шкура необязательно должна быть непосредственно связана со средой, т. е. это необязательно модификация, дающая животному «преимущество». Однако она может быть связана со средой косвенным образом в том смысле, что изменение температуры заставляет гены, ответственные за окраску шерсти, продуцировать белый пигмент. Это было экспериментально показано на других млекопитающих — кроликах (Sinnott, Dunn, 1939). Как уже говорилось в гл. 19, моллюски теплых морей имеют яркую окраску, тогда как у тех, кто (подобно белому медведю) обитает в холодных арктических областях, окраска тускло-коричневая или белая. Так, покровительственная окраска, которая может казаться адаптацией и хорошим примером действия отбора, на самом деле не является ни тем, ни другим. Окраска белого медведя может быть не «защитной» адаптацией, а результатом воздействия физического фактора —

температуры, которая делает большинство обитателей полярных областей белыми, будь то медведи, другие млекопитающие или беспозвоночные, живущие в море.

Гигантские рога и крупные зубы мало связаны с дифференциальным размножением

Вымерший олень *Megaceros* обладал гигантскими рогами размахом до 3,5 м и весил почти 250 кг; он жил в плейстоцене 2 млн. лет назад. Как указывает Холстед (Halstead, 1978), «большие рога затрудняют жизнь в лесу и редколесье и, казалось бы, естественный отбор не должен был благоприятствовать их сохранению». Однако этот вид существовал на протяжении длительного времени (рис. 24.6).

Аналогичным образом, саблезубые кошки отличались очень крупными клыками (рис. 24.7). Один из наиболее известных видов, *Smilodon*, жил в плейстоцене и был широко распространен. Примерно 11 000 лет назад большинство представителей этой группы вымерло. У другой саблезубой кошки, *Eusmilus*, клыки были так велики, что при нападении на жертву животному приходилось очень сильно открывать пасть, так что угол между нижней и верхней челюстями составлял 90° (Halstead, 1978). И в этом случае никакой отбор не мог подавить возникновение и развитие этих гигантских и очень обременительных структур.

Те, кто пытался объяснить развитие больших рогов отбором, обнаружили, что такая интерпретация не согласуется с имеющимися данными об их роли в драках или при спаривании. Так перед ними возникла, по их собственным словам, некая «дилемма» или «парадокс» (Geist, 1986; Brown, Rockwood, 1986). Примером служат большие рога самки благородного оленя, которая не вступает в драки с другими самками, пытаясь заполучить самца. Объяснение в этом случае следует искать в молекулярной детерминированности клетки и хромосомы, эволюционные пути которых канализированы их внутренней организацией и которые частично независимы от поведения животного как целого и от его среды.

Серповидноклеточная анемия и неодарвинизм

Сохранение в популяции локально неблагоприятных аллелей обычно объясняют превосходством гетерозигот, которые поддерживают разнообразие, несмотря на «давление отбора, стремящееся элиминировать их».

Обычно в качестве примера такой ситуации приводят серповидноклеточную анемию. Это смертельное заболевание воз-



Рис. 24.6. Рога вымершего оленя *Megaceros* имели размах более 3 м, а вес его достигал почти 250 кг. Рога его ныне живущих родичей, благородных оленей, имеют сходную форму, но меньшие размеры. (Halstead, 1978.)

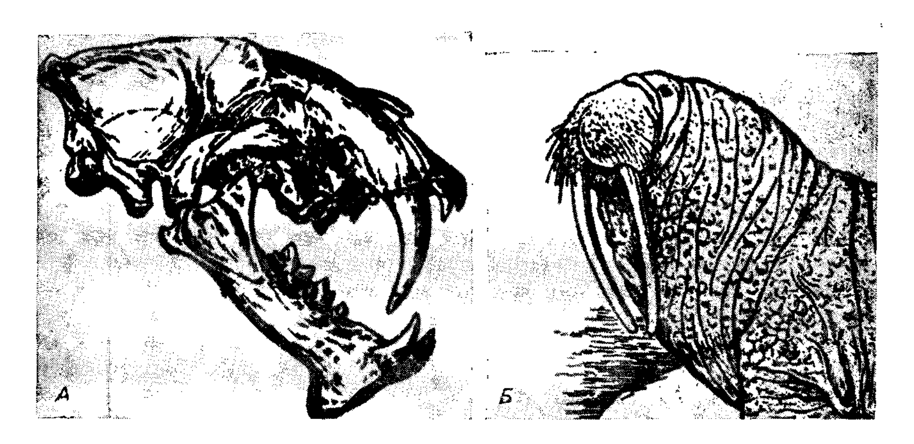


Рис. 24.7. Выступающие наружу клыки саблезубой кошки *Smilodon* из олигоцена (*А*) и моржа (*Б*) (Gregory, 1974).

никает в результате замены одной аминокислоты в цепях молекулы гемоглобина, что ведет к спаданию эритроцитов, приобретающих серповидную форму. Айала (Ayala, 1978) задает вопрос: «Если аллель серповидноклеточности столь очевидно неблагоприятен, почему же он сохраняется в популяциях человека в тропической Африке, достигая частоты 30%?» Этому дается явно неодарвинистское объяснение: индивидуумы, гетерозиготные по мутантному аллелю, не подвержены заболеванию малярией, тогда как гомозиготы болеют ею. Айала счита-

ет, что гетерозиготы «превосходят» каждую из гомозигот, поскольку они не заболевают ни малярией, нн анемией, а следовательно, имеют больше шансов выжить.

Одно нз «узких мест» неодарвинизма — это допущение, что любое устойчивое событие на уровне клетки должно создавать «преимущество» или состояние «превосходства». С точки зрения автоэволюционизма клетка и организм представляют собой мозаики, образовавшиеся в результате частично автономных эволюций. А поэтому хромосомы и другие клеточные органеллы эволюционируют по своим собственным направлениям, не всегда совпадающим с эволюцией организма как целого.

Семейство орхидных представлено примерно 18 000 видов с цветками самой разнообразной формы. Ничто в природе не имеет цели

Некоторые виды орхидей (*Ophrys insectifera*) так сходны по форме, окраске и запаху с одним видом ос (*Gorytes*), что в отсутствие самок самцы этих ос буквально копулируют с цветками орхидеи (см. гл. 9).

Мы показали несостоятельность попыток объяснить этот факт на основании отбора (Lima-de-Faria, 1983; см. также гл. 9). Есть также орхидеи, похожие на ящериц, птиц и даже людей. Означает ли это, что они приобрели такие формы в результате отбора? Человек появился на нашей планете спустя миллионы лет после того, как у орхидей сложились эти формы. Совершенно очевидно, что будущим поколениям биологов подобное объяснение покажется неубедительным.

Ортодоксальность неодарвинистов доводит их до крайностей: «Сосновые деревья вырабатывают смолу специально для того, чтобы отпугивать насекомых, которые на них питаются» (Owen, 1980). Ничто в природе не имеет цели. Существует взаимодействие между автоэволюциями среды и автоэволюциями организма. Результаты этого взаимодействия носят антитетический характер. При одних обстоятельствах оно ведет к конфронтации, а при других — к координации. В этом-то последнем случае, если не учитывать конфронтацию, и возникает ложное впечатление существования цели. Еще французский философ Вольтер иронически комментировал такие средневековые представления: «Бог дал нам нос, чтобы было на что надевать очки».

Глава 25

Роль гена и хромосомы в свете автоэволюционизма

Ген появился на поздних стадиях эволюции

Принято считать, что до того, как сформировались гены, химическая организация первичной клетки обеспечивалась автокаталитическими процессами и самосборкой (см. гл. 14 и 17). Сегодняшние ДНК и белки — это конечные продукты более простых веществ, которые существовали до них и успешно эволюционировали, образовав две отдельные, но взаимосвязанные структуры. Это были протонуклеиновые кислоты и протобелки, обладавшие способностью к самовоспроизведению (Fox, 1984). Согласно общему мнению, вначале появились простые белки, и РНК, имеющая более простое строение, предшествовала ДНК (Cech, 1985).

Много лет назад Опарин опроверг представление о клеточном происхождении жизни; позднее он отверг также идею о том, что возникновение жизни равнозначно возникновению ДНК. Он указывал, что 1) сведений об условиях, в которых появилась ДНК, очень мало; 2) растительные вирусы не содержат ДНК, а генетические функции выполняет в них РНК; 3) вездесуща не только ДНК, но и другие соединения, такие, как дипиридиннуклеотиды, аденозин-5′-трифосфат (АТР) и кофермент А (Опарин, 1961). По мнению Опарина, ДНК появилась лишь спустя много миллионов лет после возникновения жизни.

Протоклетка могла функционировать без ДНК или белка

Современные данные о ферментативной активности РНК подтверждают эти предположения. Рибонуклеаза Р — фермент, отщепляющий рибонуклеотиды *Escherichia coli* при образовании тРНК. Оказалось, что рибонуклеаза Р состоит не только из белка, как считали прежде, но содержит также РНК. Ферментативной активностью обладает РНК, а белковый компонент содействует ей в этом (Stark et al., 1978; Guerrier-Takada et al., 1983). Басс и Цех (Bass, Cech, 1984) на основании этих и своих собственных данных полагают, что нуклеиновые кис-

лоты, обладающие ферментативной активностью (их называют также рибозимами), появились раньше белковых ферментов, поскольку полирибонуклеотиды, по-видимому, обладают как способностью к самовоспроизведению, так и каталитическими свойствами. Эти примитивные молекулы, вероятно, давали возможность протоклетке функционировать в отсутствие ДНК или белка. Сложные ферменты, такие, как рибонуклеаза Р, можно рассматривать как ископаемые макромолекулы, сохранившие свое функциональное значение с добиологического периода.

Закрепление паттерна существовало до появления наследственности, а его изменчивость — до появления биологической изменчивости

Закрепление паттерна обычно считают биологическим явлением, возникшим вместе с наследственностью. Поэтому его рассматривают как одну из основных функций соответствующего гена.

Однако закрепление паттерна было присуще еще атомам, молекулам и минералам. Спиральная форма, характерная для раковин моллюсков, уже существовала в галактиках, а гексагональные структуры глаза насекомого — в снежинках.

То же самое относится к изменчивости, которую также принято считать биологической характеристикой. Однако атом способен распадаться (радиоактивность); молекула может принимать различные конфигурации (третичная структура); один и тот же минерал может встречаться в тысячах разных форм.

У минералов имеются примитивные генотип и фенотип

У минералов имеется также то, что можно было бы назвать примитивным генотипом и фенотипом. Клетки растений и животных имеют относительно постоянный химический состав; это выражается в стабильности нуклеотидных последовательностей нуклеиновых кислот и в стабильности других химических компонентов клеточной цитоплазмы. Эти характеристики видоспецифичны. Относительно постоянный химический состав хромосом данного вида называют генотипом. В результате клеточного деления ткани и органы приобретают различные формы и функции. Создаваемые ими паттерны зависят от их местоположения в организме и от физико-химической среды. Они образуют то, что было названо фенотипом.

У минералов нет хромосом, но то, что минералоги называют видами минералов, характеризуется специфическим химическим составом и кристаллической структурой. Это тот постоянный химический компонент, который я называю «минероти-

пом» и который впоследствии принимает форму генотипа у растений и животных. Минералы также могут принимать различные паттерны, сохраняя при этом один и тот же «минеротип» (см. гл. 8). Эти паттерны также находятся под влиянием физико-химической среды. Такую способность изменять форму в зависимости от внешних факторов можно назвать фенотипом минерала — она соответствует тому, что в дальнейшем стало фенотипом у живых организмов.

Иллюстрацией к сказанному служит рис. 25.1. Как химические вещества, так и температура изменяют паттерн данного кристалла точно так же, как они изменяют паттерн какого-нибудь организма. Кристаллическая структура хлористого натрия может быть трех различных типов в зависимости от того, образуются ли кристаллы в чистом растворе или в растворах с добавлением глицина или формамида. Форма кристаллов хлористого серебра зависит также от того, образуются ли они в чистом растворе или в растворе, содержащем метиленовый синий. Температура и давление оказывают аналогичное воздействие на кристаллы кварца: при различных температурах и давлении образуются различные паттерны (Rinne, 1922; Reinders, 1911; Hazen, Fingers, 1985).

Три уровня канализации формы и функции — физико-химический, минеральный и генетический

Сходство формы и функции, наблюдаемое в большинстве групп растений и животных, а также структурные ограничения, озадачивающие столь многих биологов, можно теперь объяснить, признав существование трех главных уровней эволюции.

Первый уровень — форма и функция задаются физико-химическими процессами. Основные свойства, общие для большинства организмов, были определены еще в первичной материи. Самое важное из них — соотношение между симметрией и асимметрией, уже заложенное в элементарных частицах. Асимметрия, лежащая в основе функции, уже играет определенную роль на этом уровне. В дальнейшем этот дуализм симметрии — асимметрии переходит на макромолекулы и органы растений. У человека две почки и два легких, но только одно сердце.

Второй уровень — форма и функция задаются процессами, присущими минералам. Кристаллическая структура минералов определяет их изначальную способность воспроизводить некий паттерн. Регенерация минералов делает возможным полное восстановление всего кристалла в его первоначальном виде из осколка. Оба этих процесса, имеющие первостепенное значение для клеточного деления, существовали в мире минералов за-

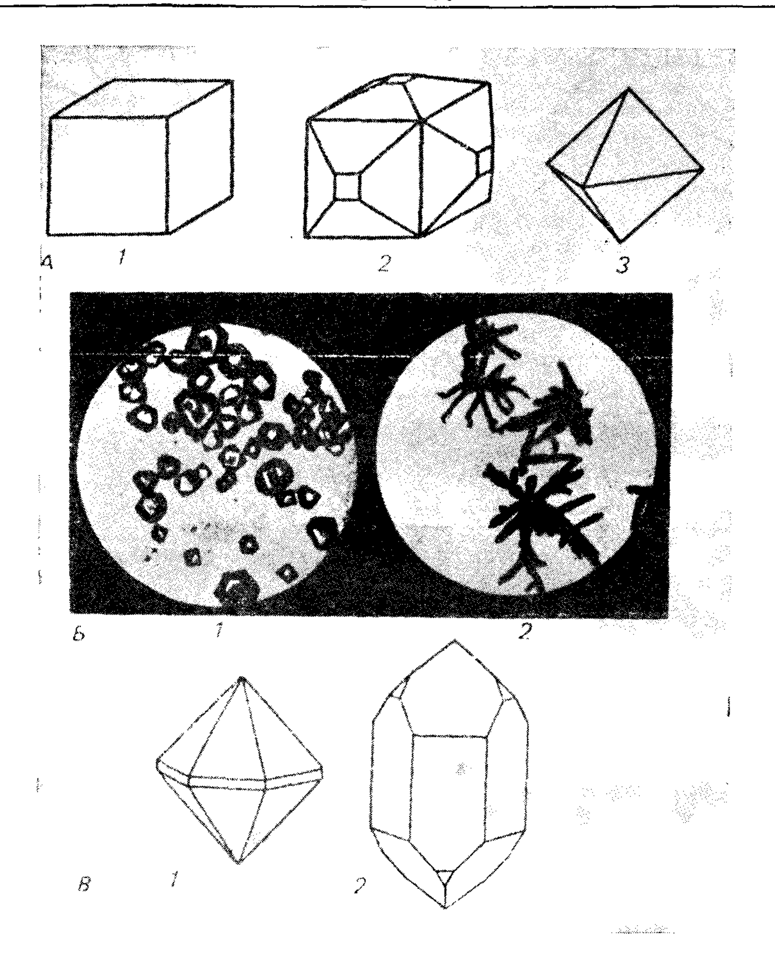


Рис. 25.1. Изменения структуры минералов, обусловленные изменением химических или физических параметров среды. *А*. Воздействие химических веществ на кристаллическую структуру каменной соли (хлористый натрий): *1* — из чистого солевого раствора; *2* — из раствора, содержащего глицин ($NH_2CH_2CO_2H$ — продукт гидролиза белков); *3* — из раствора, содержащего формамид ($HCONH_2$). (Rinne, 1922.) *Б*. Воздействие химических веществ на форму кристаллов: *1* — чистые кристаллы хлористого серебра; *2* — кристаллы хлористого серебра, образовавшиеся в присутствии метиленового синего. (Reinders, 1911.) *В*. Влияние температуры на форму кристаллов: кварц в альфа-форме (*1*) превращается в бета-форму (*2*) при температуре 575 °С. (Rinne, 1922.)

долго до возникновения генов. Явление, аналогичное сохранению паттерна при слиянии клеток, уже существует в мире кристаллов. При соединении двух кристаллов образуется один кристалл, имеющий ту же форму, но только крупнее. Клетка,

образующаяся при слиянии двух клеток, также сохраняет прежнюю форму и также имеет более крупные размеры (см. гл. 10). Сегментация минералов, проявляющаяся впоследствии в сегментации тела животных, также относится к этому уровню. Гарсиа-Беллидо и др. (Garcia-Bellido et al., 1979) сравнивали тип упаковки идентичных белков у вирусных частиц с сегментацией у насекомых. Несколько лет назад едва ли было бы возможно провести параллель между организацией частицы вируса табачной мозаики и тела дрозофилы. Однако благодаря анализу этих двух организмов на молекулярном уровне такое сравнение оказалось возможным и обоснованным. А сходство сегментации у насекомых и у позвоночных подчеркивали многие биологи.

Третий уровень — форма и функция задаются генами. Сюда относятся вторичные формы и функции, характеризующие различные систематические группы вплоть до видов. Ген сделал возможным закрепление альтернатив и сочетание элементов предшествующих уровней.

Чем занимается ген на самом деле?

Почему с появлением гена в клетке возникла иная эволюционная сцена?

Благодаря гену клетка приобрела некоторые новые возможности: способность к повторению, дополнительную упорядоченность, ускорение событий, закрепление альтернатив и возросшую комбинационную способность.

1. *Повторение.* Пока не было гена, протоклетке приходилось всякий раз заново синтезировать белок, РНК или любое другое вещество из диспергированных в среде молекул, осуществляя весь процесс от начала и до конца. С появлением гена клетка приобрела некий «шаблон», который позволяет синтезировать макромолекулы с определенной последовательностью атомов в ответ на один сигнал. Как только такой шаблон был создан, с его помощью всякий раз можно было получать одинаковые «отливки» и повторять этот процесс бесконечное число раз.

2. *Дополнительная упорядоченность.* Ген представляет собой некую последовательность нуклеотидов, занимающую определенное положение в хромосоме. Благодаря тому, что его протяженность четко ограничена, время его репликации и транскрипции могло быть фиксировано. Это и произошло после того, как сформировалась хромосома. Известно очень немного свободных генов, лежащих вне хромосом.

3. *Ускорение событий.* Мы обычно не задумываемся над тем, что бóльшая часть событий, происходящих в клетке, мог-

ла бы совершаться и без участия ферментов. В отсутствие ферментов клеточные реакции могли бы протекать своим порядком, но на это потребовалось бы очень много времени. Ферменты очень сильно ускоряют химические реакции, иногда в миллионы раз (Loewy, Siekevitz, 1970). Генетический код сделал возможным развитие сверхдинамичного процесса.

4. *Закрепление альтернатив.* До появления генов организация минералов уже была ограничена в смысле числа возможных вариантов, но хотя альтернатив оставалось все еще очень много, их закрепление было затруднительно. С появлением генов, продуцирующих такие специфические соединения, как различные типы РНК и белки, процессы, происходящие на уровне минералов, уже не могут выходить за пределы строго установленных каналов. Многие альтернативы были закреплены в результате внедрения молекул этих веществ в минеральный остов. Большинство типов симметрии, встречающихся у живых организмов, имеются в точно такой же форме у кристаллов и квазикристаллов. Эти паттерны не были созданы генами, поскольку у простых химических соединений и у минералов генов нет. Когда появился биологический уровень, ген только закрепил тот тип симметрии, который должен был стать преобладающим у данного индивидуума или у данного вида. То же самое относится к таким признакам, как сегментация тела. Сегментация уже проявляется у многих минералов. Так называемые «сегментационные гены» (Gehring, 1985) не создали это явление, а лишь закрепили одну из нескольких альтернатив, определяющую число и тип сегментов, специфичных для растения или животного данного вида.

5. *Возросшая комбинационная способность.* Способность к комбинированию не есть нечто новое или типичное для биологического уровня. Она существовала с момента возникновения материи. Появление генов лишь расширило ее возможности по нескольким направлениям: 1) четыре основания получили возможность образовывать различные комбинации в молекуле ДНК; 2) у эукариот последовательности ДНК могут образовывать прерывистые гены; 3) хромосомы могут перестраиваться, что приводит, в частности, к их удлинению или укорочению.

Существенное значение имеет то обстоятельство, что все эти события ведут к повышению упорядоченности.

Ген не создает ни форму, ни функцию. Сотрудничество между минералом и генным продуктом

Роль минералов и роль генов в формировании биологического паттерна освещается в нескольких биофизических исследованиях. В них показано, что генные продукты функциониру-

ют лишь в качестве вторичных компонентов, ведущих к закреплению той или иной альтернативы. Спикулы или кости, имеющиеся у некоторых животных, состоят из карбоната кальция и из магния. Участие генного продукта сводится к тому, что он включается в минеральную структуру в виде органического матрикса (1% в скелете морских ежей). Атомы, входящие в состав молекулы карбоната кальция, соединяются в соответствии со строгими физическими законами, без вмешательства генных продуктов, и образуют «каркас» кости (Inoue, Okazaki, 1977). Генный продукт лишь включается в минеральный остов, придавая ему ту форму, которая становится характерной для определенного вида. То же самое относится к раковинам моллюсков. Они состоят из кристаллов карбоната кальция, заключенных в белковую сетку (Barnes, 1980). И в этом случае генный продукт выступает в роли добавочного компонента, внедряющегося в кристаллы, образование которых определяется чисто атомными процессами. Ген производит лишь небольшую подгонку, внедряя свой продукт в минеральную структуру и закрепляя таким образом данный альтернативный паттерн. Он решает, будет ли раковина сферической или овальной, короткой или длинной. Минерал вместе с геном определяет признаки вида и индивидуума.

Можно возразить, что эти примеры относятся только к сильно минерализованным структурам и не могут распространяться на мягкие ткани. Однако мягкие ткани также содержат много минеральных компонентов. Атомы того же кальция, который входит в состав костей и раковин, участвуют в качестве посредников в клеточной коммуникации и таким образом играют решающую роль в тканевой организации (Hooper, Subak-Sharpe, 1981; Marrack, Kappler, 1986).

То же самое относится и к функции. Ген не создает ее, а лишь закрепляет одну из альтернатив, которые уже существовали до его появления. Например, он канализирует реакцию на свет в одном направлении, которое приводит к фотосинтезу, или же в другом, которое ведет к фотодыханию (Lehninger, 1975). Как фотосинтез, так и фотодыхание осуществляются только на свету (т. е. сопровождаются поглощением фотонов), однако если при фотосинтезе двуокись углерода используется для синтеза сахаров, а кислород служит продуктом выделения, то при фотодыхании продуктом выделения является двуокись углерода. Эта функция уже существовала до появления гена в более простой форме — в виде способности пигментов к поглощению света. Генные продукты только канализируют реакцию на свет в одном или другом направлении.

Появление хромосомы ввело упорядоченность в положение и функцию гена

Какие новшества принесла хромосома в клетку? Главным образом следующие.

1. Положение генов друг по отношению к другу могло теперь закрепиться. Соответственно каждый ген занял определенную территорию по отношению к теломерам и центромерам (Lima-de-Faria, 1980a).

2. Функция гена стала зависеть от его линейного расположения. Взаимодействия между разными участками могли происходить упорядоченным образом. Кодоны, промоторы, операторы и последовательности других типов могли образовать согласованные функциональные единицы (Jacob, Monod, 1961a, b; Novick, 1980).

3. Оказалось, что зависимость функции гена от положения выходит за пределы ближайших последовательностей и захватывает все плечо хромосомы. Обнаружилось, что центромеры, сильно удаленные от данных последовательностей, и теломеры, также расположенные вдали от них, необходимы для их функции. Плечо и хромосома превратились в функциональные единицы, образующие хромосомное поле (Lima-de-Faria, 1973, 1983; Lima-de-Faria et al., 1986). Недавно на молекулярном уровне были получены экспериментальные данные, подтверждающие эти взаимодействия (Donelson, Turner, 1985).

4. Функция стала фиксированной не только в пространстве, но и во времени. Благодаря тому, что последовательности ДНК располагаются в хромосоме в определенном порядке, они могут теперь функционировать в то время, которое было установлено последовательными событиями клеточной дифференцировки.

Самое важное заключается в том, что эта изоляция гена в замкнутом компартменте, заставляя его подчиняться своему положению и событиям, происходящим в установленные сроки, внесла в эволюцию упорядоченность. Кроме того, становление хромосомы дополнительно ограничило способы комбинации генов в будущем и определило, какие именно комбинации будут вести к тем или иным функциям. Родились трудно преодолимое ограиичение и канализация (Lima-de-Faria, 1983).

В клетке нет места случайности — молекулы получают метки, предопределяющие их судьбу

Клетка разделена на более чем дюжину компартментов или органелл, что представляет собой крайнюю форму физнко-химической упорядоченности. По мнению Ротмена (Rothman,

1985): «Компартментализация имеет решающее значение для функционирования клетки, потому что без этого тысячи ферментов были бы смешаны случайным образом и биохимическая активность пришла бы в хаотическое состояние. Чтобы предотвратить случайное смешение биохимических активностей, тысячи новообразованных белков должны быть модифицированы, рассортированы и доставлены именно в нужный компартмент».

Едва ли можно было бы лучше выразить упорядоченность, свойственную организации клетки. Случайности в клетке нет места.

На самом деле «распорядителем» (как его называет Ротмен) происходящих в клетке перемещений служит по большей части не ядро (как полагает большинство цитологов), а относительно мало заметный аппарат Гольджи. Эта органелла, имеющаяся во всех эукариотических клетках, состоит из маленьких уплощенных, ограниченных мембраной мешочков, сложенных в стопки. Новообразованные белки, несущие длинные цепи молекул сахара (гликопротеины), входят в такую стопку на одном ее конце и, проходя через аппарат Гольджи, претерпевают специфические химические изменения, определяющие их конечную судьбу. Когда белки достигают противоположного конца стопки, они сортируются и направляются в соответствующий компартмент (Rothman, 1985).

Специфические сахара служат метками, которые клетка использует для того, чтобы рассортировать белки и точно определить их назначение.

Глава 26

Значение автоэволюционизма для социобиологии

Социобиология должна быть освобождена от неодарвинизма

Очень ценный материал содержит работа Уилсона (Wilson, 1980), однако в ней совершенно четко выражен чисто неодарвинистский подход к социобиологии. Уилсон описывает химические взаимодействия между организмами и физические явления, обусловливающие их поведение, но вся его интерпретация основана на ряде абстрактных концепций, таких как давление отбора и другие неодарвинистские догматы, в результате чего его подход оказывается ближе к биологии XIX в., чем к современной науке.

В гл. 15 были изложены данные о самосборке в сообществах животных и человека, представляющейся прямым результатом автоэволюции. В настоящей главе описаны дальнейшие аспекты возможного значения автоэволюционизма для социобиологии.

Следует, однако, высказать одно предостережение. Социобиология все еще остается областью исследований, о большинстве явлений и процессов в которой почти ничего не известно; поэтому всякий, кто попытается проникнуть в нее, будет справедливо обвинен в упрощенчестве. По этой причине я не предлагаю здесь ничего такого, что охватывало бы социобиологию в целом. Я лишь выбрал несколько примеров, которые могут осветить возможную роль автоэволюции в процессах, происходящих на этом уровне организации.

Физико-химические основы этики

«Физико-химическая концепция жизни не только совместима с этикой, но это, по-видимому, единственный подход к жизни, который даст нам возможность понять происхождение этических принципов». Это утверждение принадлежит Лёбу (Loeb, 1912), который подчеркивал, что бóльшая часть, если не все наши инстинкты, имеют такую основу.

Лёб указывает, что мы едим, пьем и воспроизводимся не потому, что человечество единогласно признало такое поведе-

ние желательным для вида, но просто потому, что наша организация вынуждает нас к этому. Женщина любит своих детей и заботится о них не потому, что психологи считают желательным такое поведение, а потому, что ее вынуждают к этому физико-химические процессы, протекающие в ее собственном организме.

Наша борьба за справедливость и истину также не имеет иного источника.

Инстинкт имеет молекулярную основу

Лёб (Loeb, 1912) установил, что фототропизм у животных можно индуцировать с помощью химических веществ, например добавив в воду, где они плавают, кислоту. Это привело его к утверждению, что «инстинкт — это импульс, противостоять которому животное не может», потому что он имеет строго химическое происхождение. Животные, находящиеся в воде, не могут сами избежать движения по направлению к источнику света или регулировать его, так как это движение — прямой результат их химической конституции и химического состава их среды.

Результаты недавних исследований подтверждают точку зрения Лёба. Феромон, вырабатываемый самцами мышей, обнаруживается органами обоняния самок. Это вещество оказывает влияние на секрецию гонадотропина у самок. Все это приводит к укорочению эстрального цикла и к синхронизации копуляции с течкой (Toates, 1980).

Вагинальные секреты таких приматов, как макак-резус и человек, также содержат алифатические кислоты с короткой цепью, которые индуцируют копуляцию (Michael et al., 1971, 1974).

Поведение животных жестко детерминировано физическими и химическими факторами, о которых они не подозревают.

Дифференциальное размножение насекомых регулируется химическими веществами

Феромоны — это химические вещества, которые выделяются в среду каким-либо организмом и воспринимаются или распознаются другими особями. Такое химическое взаимодействие индуцирует у организма-рецептора специфическую реакцию. Феромоны могут оказывать действие через органы ротовой полости или органы обоняния. Их молекулярная масса обычно не превышает 300, и они содержат менее 20 атомов углерода (Matthews, Matthews, 1978).

Такая оральная передача хорошо изучена у медоносной пчелы. Рабочие особи слизывают с тела матки химическое вещество, подавляющее развитие у них яичников. Это вещество идентифицировано как ненасыщенная оксокислота — 9-оксодека-2-енолевая кислота (Fraenkel, 1959; Free, 1977).

Таким образом, у пчелы дифференциальное размножение достигается не путем абстрактного отбора, а строго детерминируется определенным химическим веществом, которое передается орально от одной особи данного вида другой.

Химические взаимодействия, регулирующие размножение млекопитающих

У жирафовой газели, или геренука (*Litocranius walleri*), брачные церемонии делятся на несколько этапов. На последнем этапе самец пробует мочу самки, чтобы установить, готова ли она к спариванию (Leuthold, 1984). Это процесс химического узнавания, обеспечивающий оплодотворение прн копуляции. Таким образом, решающим компонентом репродуктивного механизма у этого вида млекопитающих служит ясно выраженное химическое взаимодействие между самцом и самкой.

Это типичный пример химической канализации дифференциального размножения. Взаимодействие между самцом и самкой в принципе не отличается от системы антитело — антиген, т. е. от главного молекулярного звена нашей иммунной системы.

Регуляция численности популяций у млекопитающих путем химического взаимодействия

Некоторые виды млекопитающих способны контролировать численность своей популяции. Колебания числа потомков регулируются при помощи коммуникации между членами данного сообщества на химическом уровне.

Кролик способен регулировать свою плодовитость. Если сообщество невелико, самки приносят до 30 потомков в год, но при высокой численности популяции число потомков существенно уменьшается. Такая же регуляция наблюдается у серой белки (*Sciurus carolinensis*), у черной крысы (*Rattus rattus*) и у домовой мыши (*Mus musculus*) (Reichholf, 1984).

Саморегуляция численности популяции происходит путем передачи химической информации. Самцы крысы способны различать феромоны из мочи самок, находящихся в течке н в диэструсе. Самцы мыши выделяют феромон, который самки воспринимают органами обоняния. Этот феромон индуцнрует у самок секрецию гипофизарных гонадотропинов, что приводит

к укорочению эстрального цикла и к синхронизации периодов течки и копуляции (Carr, Caul, 1962). Кабан накапливает в своей слюне гормон андростерон. Химический предшественник этого гормона приносится с кровью в подчелюстную железу, где он превращается в андростерон. Брачное поведение и копуляция индуцируются слюной самца, которую он вводит в ротовую полость самки. Если самка находится в течке, то она становится рецептивной и происходит копуляция (Schoffeniels, 1976).

Молекулярная канализация распространяется и на поведение

Одно из наиболее хорошо установленных эволюционных явлений — это конвергенция, или параллельная эволюция. Она проявляется уже на молекулярном и клеточном уровнях, как было описано в гл. 24.

О том, что поведение животных детерминируется происходящими в их организме молекулярными и клеточными процессами, свидетельствуют проявления конвергенции и на поведенческом уровне. В самой крайней форме эта канализация выражена у насекомых. Общественные осы, пчелы, муравьи и термиты происходят из разных семейств, и их предки не были общественными насекомыми (Wilson, 1980).

Нашему обществу присущи аморальные и анархические элементы

Человек как самостоятельный вид существует более 1 млн. лет, но он начал вести войны лишь в последние 8 тыс. лет, когда перешел от кочевого образа жизни к земледелию (Parker, 1986; Attenborough, 1987). Следовательно, стремление к войне — это новое приобретение, а не изначальная особенность человеческой натуры, как обычно утверждают. Однако война стала постоянным аспектом нашего современного общества. После окончания второй мировой войны происходило более 40 войн, признанных таковыми институтами политических исследований.

Война — это, возможно, самая аморальная и анархическая черта нашего общества. Ее обычно принимают как неизбежность, ссылаясь на неодарвинистскую идею борьбы за существование. Современной зоопсихологией установлено, что у животных существует также и сотрудничество, однако подобные данные не соответствуют тенденциям геополитической конфронтации и поэтому остаются без ннмания.

В своем очень содержательном анализе биологических корней этики Кропоткин (1924) уже отмечал аморальный аспект

дарвинизма. Собранные им данные показывают, что сотрудничество среди животных столь же очевидно, как и борьба. Обычно животные убивают только тогда, когда они голодны.

Современные исследования поведения животных не выявили ни одного примера войны, ведущейся животными. Даже сообщества муравьев, которые раньше описывали как исключения, как оказалось после более строгих наблюдений, участвуют в соревнованиях, носящих мирный характер (Wilson, 1980).

Животные сотрудничают не меньше, чем конкурируют

Краеугольным камнем дарвиновской интерпретации эволюции была борьба за существование, основанная на всеобщей конкуренции. Это допущение базируется не столько на поведении животных, которое в те времена было мало изучено, сколько на викторианских взглядах в эпоху промышленной революции, в которых преобладали представления о конкуренции между людьми. Оно было антропоморфным по своей сути.

Одним из классических примеров такой конкуренции среди животных служит охота волков на оленей. Считалось, что жертву убьет наиболее хорошо приспособленный волк — в данном случае самый сильный или самый быстрый. Теперь мы знаем, что волки охотятся не в одиночку, а стаями и делят между собой добычу. Киты, дельфины и волки пасут жертву, постепенно окружая ее. Кроме того, волки, подобно львам, гонят жертву к другим членам стаи, ожидающим в засаде (McFarland, 1981).

Очень подробно изучена кооперация при размножении у дятла *Melanerpes formicivorus*. Эти птицы обмениваются брачными партнерами и сообща выращивают птенцов. Зимой основной пищей группы служат желуди и орехи, которые все ее члены запасают в дуплах деревьев. Запасы создаются и используются коллективно; любой член группы может в любое время воспользоваться запасенными семенами (Stacey, Koenig, 1984). У этого вида одна из птиц не участвует в размножении, выступая в роли «няни», выращивающей птенцов, которые не являются ее собственными потомками.

Подробное изучение поведения животных показывает, что животные сотрудничают по меньшей мере столь же часто, как и конкурируют. В этом еще раз проявляется антитетическая организация жизни, характерная для автоэволюции.

Улыбка человека так же автоматична, как гримаса боли

Коннер (Konner, 1986) рассматривает происхождение и свойства улыбки человека, поскольку она в силу многообразия ее значений несет очень большие социальные функции. Мар-

тышки уже способны ухмыляться, обнажая при этом зубы, а у шимпанзе с их более широким набором выражений лица улыбка близка к улыбке человека. Коннер, находясь под влиянием неодарвинизма, ставит вопрос об эволюционном «преимуществе» улыбки, но вынужден отметить, что это процесс автоматический, подобно реакции на боль, и как таковой не может интерпретироваться на основе отбора. Гораздо важнее, подчеркивает он, что человек всегда начинает улыбаться в возрасте примерно трех месяцев, причем это относится также к слепым и слепо-глухим детям. Поэтому объяснение, основанное на автоэволюции функции, лучше соответствует имеющимся данным.

Альтруизм в свете автоэволюционизма

Попытки объяснить разделение труда, наблюдаемое у общественных насекомых, таких, как пчелы и муравьи, всегда вызывали большие затруднения у дарвинистов и неодарвинистов. Некоторые члены семьи или сообщества проявляют альтруизм, т. е. они с готовностью жертвуют собой, защищая сообщество, к которому принадлежат. В пчелиной семье рабочие особи-самки не участвуют в размножении (этим занимается только матка), а без устали трудятся на благо матки и молоди. Более того, эти же самые рабочие нападают на любых врагов семьи, нередко погибая при этом. Пчела не всегда может вытащить свое жало из тела врага; нередко она вырывает его из собственного тела вместе с жизненно важными внутренними органами. В таких случаях погибают оба — и враг, и пчела.

Докинз (Dawkins, 1981) определяет альтруизм в сообществах животных как «поведение, ведущее к самоуничтожению в пользу других»; он добавляет, что любое объяснение, основанное на отборе, упрощает это явление. Нельзя ожидать, что естественный отбор будет благоприятствовать животным, повышающим всеобщую приспособленность других особей за свой собственный счет.

По этому вопросу существует, однако, обширная литература. К математическим формулам добавились такие термины, как «кин-отбор» и «групповой отбор». Были придуманы гены новых типов — «гены альтруизма» и «эгоистичные гены», хотя они имеют совершенно противоположный смысл.

Сам Дарвин, глубоко задумывавшийся над механизмом отбора, первым понял, что альтруизм в сообществах животных нельзя объяснить отбором. Он выразил это следующими словами (цит. по Starr, 1979): «Я не стану останавливаться здесь на этих различных случаях, а ограничусь разбором лишь одного особого затруднения, которое сначала казалось мне непреодолимым и действнтельно роковым для всей теорни. Я имею в

виду бесполых или бесплодных самок в сообществах насекомых» (Darwin, 1859). Другие исследователи поведения животных подчеркивают, что «естественный отбор не может сохранять эти альтруистические признаки» (Carthy, Howse, 1979).

По моему мнению, механизм, ответственный за альтруизм, следует искать в физико-химической организации клетки, которая заключила биологические процессы на заре формирования живого в определенные рамки, канализировала их и заставляет организмы во многих случаях вести себя независимо от непосредственных взаимодействий с окружающей их средой. Альтруизм представляет собой ярко выраженное проявление автоэволюции. Кроме того, как уже говорилось, организм — это мозаика, сложившаяся в результате нескольких автономных эволюций, которые он не всегда может контролировать. Для клетки, хромосомы и гена характерны свои собственные эволюции, которые не обязательно совпадают с эволюцией организма как целого.

В социобиологии остается еще много неясного

Было бы несправедливым по отношению к социологам, психологам, психиатрам и историкам закончить эту главу, не коснувшись современного состояния социобиологии человека. Прежде чем социобиология станет зрелой наукой, еще многое предстоит узнать. Разрешения требуют следующие проблемы.

1. Основные трансформации, происходящие в процессе эволюции, до сих пор не вполне понятны, а вследствие этого эволюция вида *Homo sapiens* остается далеко не ясной (см. гл. 21).

2. Нуклеотидная последовательность ДНК генома человека полностью еще не установлена. Было принято решение осуществить этот грандиозный проект (Roberts, 1988). До сих пор бóльшая часть регуляторных ДНК не проанализирована, а структурные гены человека, локализация которых в хромосомах установлена, составляют лишь небольшую долю всей ДНК человека.

Анализ последовательностей регуляторной ДНК человека во многом разъяснит не только их генетические функции, но также проблемы, относящиеся к болезням человека и его поведению.

3. Предстоит подробно исследовать истинные зависимости между генотипом и фенотипом, а также между генотипом и поведением. Изучение близнецов — лишь один аспект этой проблемы.

4. Многое предстоит узнать о развитии головного мозга человека и о воздействиях на него физико-химических компонентов среды (Delbrück, 1986).

5. Изучение взаимодействий между людьми, основанных на химических и физических сигналах, только начинается.

Конечно, автоэволюционизм лишь вносит известный вклад в выяснение некоторых проблем, связанных с социобиологией. Однако, предлагая совершенно новый подход к эволюции, он изменяет интерпретацию многих явлений, составляющих часть социального поведения человека. Главная заслуга автоэволюционизма состоит в том, что он предлагает рассматривать социальные взаимодействия не как продукт случайных событий и абстрактных ситуаций, но как упорядоченные явления, уходящие своими корнями в чисто физические и химические процессы взаимодействий и сборки.

Часть VII

К экспериментальному периоду в изучении эволюции

Глава 27

Изменить следует не биологию, а физику

Это физика должна измениться

Сегодня биология как наука достигла такой широты и такой мощи, что она может начать навязывать физике собственный образ мыслей, оказывая влияние на направление исследований в этой области. Таким образом, происходит реверсия привычной тенденции. Прежде биология должна была подчиняться диктату физики; теперь физике придется приспосабливаться и подгонять свои законы, с тем чтобы в них учитывались и биологические открытия. В 1908 г. Холдейн (Haldane) высказал пророческую мысль: «Нет никаких оснований сомневаться в том, что наступит время, когда будет найдена точка соприкосновения биологии с физикой. Но можно уверенно предсказать, что если при этом одна из двух наук поглотит другую, то этой другой наукой будет не биология».

Физика не столь зрелая наука, как мы обычно думаем. Некоторые ее области разработаны еще далеко не до конца.

Принцип неопределенности и детерминизм

Особое внимание следует уделить принципу Гейзенберга, потому что его часто неверно излагают. Принцип неопределенности Гейзенберга основан на том факте, что некоторые процессы, возможные на макроскопическом уровне, теряют свою значимость на уровне атомном. Чтобы увидеть электрон, его необходимо осветить, а это означает, что должно произойти столкновение электрона с квантом света. В результате этого положение электрона в процессе наблюдения изменится. Измерить одновременно и положение, и скорость частицы так, чтобы полученные оценки были достаточно точными, невозможно. Принцип неопределенности состоит в том, что произведение неопределенности значений координат в положении частицы на неопределенность значений ее скорости — величина постоянная. В процессах, происходящих на макроскопическом уровне, массы столь велики, что указанные неопределенности теряют смысл (Amaldi, 1966).

Законы тяготения Ньютона заложили основы принципа причинности в современной науке. Положение и скорость движения планеты в некий данный момент времени можно предсказать. Если известно настоящее, можно определить прошлое и предсказать будущее. Классическая физика полностью детерминистична.

С другой стороны, принцип Гейзенберга ведет к менее детерминистскому подходу; его нередко ошибочно считали основанным на абсолютной случайности, при которой состояние системы является совершенно случайным. Некоторые физики отказались от такой крайней точки зрения; в частности, Эйнштейн привлекал особое внимание к недостаткам статистического подхода и подчеркивал, что на детерминистский аспект природы необязательно оказывает влияние это кажущееся различие между макроскопическим и микроскопическим уровнями.

Еще раньше такую мысль высказал французский физик Лаплас, внесший основополагающий вклад в эту науку: «Термин *случайность* выражает лишь то, что нам неизвестны причины тех явлений, которые возникают перед нами и которые следуют одно за другим без видимого порядка».

Физики начинают признавать, что в природе не бывает ничего случайного

Физики теперь признают, что в природе не бывает ничего случайного. Они приходят к выводу, что в физике, как и в биологии, случайность означает, что мы просто не знаем, какие явления происходят на более низких уровнях, чем те, которые доступны экспериментальному исследованию.

Кратчфилд и др. (Crutchfield et al., 1986) показали, что несколько физических явлений, прежде считавшихся случайными, при более тщательном анализе оказываются упорядоченными. Примерами служат движение часового маятника и сокращения сердца. Кратчфилд и др. пришли к заключению, что то, что обычно называют случайностью, нередко имеет под собой геометрическое обоснование и что причинные связи существуют там, где об этом прежде и не подозревали.

Возникновение мутаций — процесс не случайный

Бернарди и Бернарди (Bernardi, Bernardi, 1986) провели обширное исследование содержания пар гуанин — цитозин в некодирующих и кодирующих последовательностях ДНК позвоночных. Они обнаружили, что доля пар гуанин — цитозин как в некодирующих последовательностях, так и в структурных генах возрастает от пойкилотермных позвоночных (рыбы, амфибии) к гомойотермным (птицы, млекопитающие). Эти авторы сделали вывод, что бóльшая часть мутаций, возникавших в

процессе эволюции этих групп, были не случайными, а строго канализированными событиями.

Такие результаты согласуются с данными о том, что мутационным процессом можно управлять, регулируя физико-химические процессы, происходящие в ДНК (Botstein, Shortle, 1985).

Упорядоченность может возникнуть только из упорядоченности

Один из ведущих физиков нашего века Э. Шредингер уже размышлял над этой проблемой. В своей книге «Что такое жизнь» (Schrödinger, 1944) он подчеркивал: «Жизнь представляется упорядоченным и законопослушным поведением материи, основанным не исключительно на ее тенденции переходить от упорядоченности к неупорядоченности, но также и на сохранении существующей упорядоченности». В дальнейшем появились данные, свидетельствующие о существовании как в физике, так и в химии упорядоченности там, где ее прежде не могли обнаружить. Эксперименты, проведенные Брюером и Ханом (Brewer, Hahn, 1984), показали, что атомная неупорядоченность способна переходить в упорядоченность (рис. 3.13). На молекулярном уровне самоорганизация происходит в процессе химических реакций (рис. 3.14). Ридль (Riedl, 1978) в своем глубоком анализе «Упорядоченность в живых организмах» подчеркивает непрерывность упорядоченности как предпосылки организации живых существ.

Быстро накапливающиеся данные склоняют к выводу, что упорядоченность может возникать только из упорядоченности.

От паровой машины ко Вселенной. Но к какого рода Вселенной?

Слабость второго закона термодинамики становится очевидной уже из его определения. Большинство законов физики и химии состоит из одного утверждения, которое остается неизменным на протяжении многих лет или лишь слегка уточняется.

Со вторым законом термодинамики дело обстоит иначе. Существует не менее трех разных формулировок, соответствующих последовательному включению в его сферу мало понятных областей и явлений. Приведем эти формулировки закона, следуя одному из его горячих приверженцев (Atkins, 1984).

1. Утверждение Кельвина: «Не существует процесса, единственный результат которого состоит в полном превращении теплоты в работу».

2. Формулировка Клаузиуса: «Не существует процесса, единственный результат которого состоит в переносе энергии от менее нагретого тела к более нагретому».

3. Современная формулировка: «Процессы, происходящие в природе, сопровождаются возрастанием энтропии Вселенной».

Первая формулировка основана на анализе работы паровой машины, в которой тепло превращается в работу. При этом процессе всегда происходит известная потеря тепла, и закон отражает именно эту асимметрию в распределении энергии. Вторая формулировка признает, что теплота может спонтанно переходить от одного тела к другому, если температура первого выше температуры второго. В третьей внезапно вводятся два новых слова — «энтропия» и «Вселенная». То, что происходило только в паровой машине, вдруг стало применимым ко всей Вселенной. Когда была создана атомная теория, температуру стали рассматривать как меру скорости хаотического движения частиц. Энтропия стала непосредственной мерой молекулярной неупорядоченности. Таким образом, этот закон утверждает, что молекулярная неупорядоченность Вселенной возрастает. Однако, как был вынужден признать Шредингер (1944), в такой всеобщей схеме не находится места для живых организмов.

Вселенная, на которую распространяется второй закон термодинамики, — это неживая Вселенная, задуманная как хаотическая система. Здесь и попадает в ловушку второй закон. Лишь отказавшись от концепции случайности при оперировании такими величинами, как температура, он получит возможность говорить о Вселенной в целом.

Нынешние попытки различных авторов (Nicolis, Prigogine, 1977; Eigen, Schuster, 1979) разрешить противоречие между вторым законом и свойствами живых организмов продолжают опираться на подход, накрепко привязанный к представлению о случайном поведении атомов и молекул.

Настанет день, когда эти интерпретации будут вытеснены объяснениями, основанными на представлении об упорядоченных процессах. Лишь тогда мы сможем создать новую формулировку второго закона термодинамики, которая окажется в согласии с поведением Вселенной как целого. Об этом уже свидетельствуют недавние исследования в области физики. Как указывает Шинброт (Shinbrot, 1987), «остается фактом, что неизбежность возрастания энтропии не была доказана, а до тех пор, пока это не будет сделано, мы не можем быть уверены в незыблемости второго закона».

Второй закон неприменим к живым организмам

Второй закон термодинамики неприменим к живым организмам по следующим причинам:

1) организмы не являются замкнутыми системами;
2) организмы не являются машинами;

3) организмы канализируют энергию.

На то, что организмы не представляют собой замкнутые системы, разные авторы указывали и раньше. Это их свойство обусловлено тем, что они могут оставаться живыми лишь при условии постоянного обмена ионами и молекулами с окружающей средой.

Теперь мы считаем самым важным то обстоятельство, что организмы не являются машинами. Они строятся изнутри. Обязательным условием на каждой ступени организации было взаимное узнавание на уровне атомов и молекул. Каждый молекулярный компонент полностью интегрирован в целое. Совершенно иная ситуация в машине, между частями которой нет никаких внутренних связей и значение имеет только конечная функция. Кроме того, компоненты рибосомы или вируса, если их разделить, сохраняют способность к самосборке, а компоненты, например, часов неспособны к этому (см. гл. 11).

Третий аспект имеет столь же важное значение и, возможно, обусловлен тем, что организмы строились путем самосборки. Перенос энергии в живых организмах — не случайный, а строго канализированный процесс. Примеров можно привести множество. Клетка способна распознавать окружающие ее ионы и молекулы. Более того, ее мембрана пропускает лишь некоторые из них, препятствуя проннкновению остальных. В этой канализации энергии участвуют как АТР, так и направленный перенос электронов. Фотосинтез у бактерий также сопровождается переносом электронов. Поток электронов инициируется поглощением фотонов молекулами, участвующими в фотосинтезе. Электроны образуют некий канал и перемещаются в одном направлении (Youvan, Marrs, 1987). Сходный процесс канализации связан и со зрением. Палочки сетчатки возбуждаются фотонами, которые запускают каскад биохимических реакций, завершающийся нервным импульсом (Stryer, 1987).

Второй закон термодинамики должен принимать во внимание эти три особенности живых организмов.

Глава 28

Принципы автоэволюционизма

Основные процессы, которые необходимо осветить, прежде чем можно будет понять проблему эволюции

Проблему эволюции можно будет понять лишь после того, как получат объяснение три группы процессов. До тех пор мы будем наталкиваться на непреодолимую преграду собственного невежества.

1. *Частные процессы, происходящие на каждом эволюционном уровне.* Только сейчас мы начинаем понимать, что элементарные частицы, химические элементы и минералы претерпели свою собственную эволюцию; однако до глубокого понимания этих процессов еще далеко.

2. *Интеграция каждого эволюционного уровня с предшествующим.* Многое еще предстоит исследовать, прежде чем удастся понять, как формы и функции животных и растений связаны с формами и функциями минералов и как формы и функции минералов связаны с таковыми элементарных частиц.

3. *Комбинаторные процессы, характеризующие каждый уровень.* В настоящее время известно, что комбинирование происходит, однако точный его механизм остается неясным. Так, например, установлено, что гены эукариот комбинируются, образуя большие группы прерывистых генов, но механизм этого процесса неизвестен. Именно поэтому нам трудно признать существование интеграции между разными уровнями и понять ее механизм. Когда комбинаторные процессы будут детально изучены, кажущиеся разрывы между человеком и млекопитающими, животными и растениями, бактериями и кристаллами, макромолекулами и элементарными частицами исчезнут, уступив место единому взгляду на всю Вселенную.

Однако мы уже достигли такого уровня знаний, который дает возможность сформулировать предварительные положения, могущие оказаться полезными для планирования будущих исследований.

Принципы автоэволюционизма

Автоэволюционизм — это такой подход, который пытается осветить процесс автоэволюции, т. е. эволюции, внутренне присущей веществу и энергии. Я изложу здесь принципы этого

подхода. Данные, на которых они основаны, были рассмотрены в предшествующих главах.

1. Эволюция — процесс, проистекающий из организации вещества в энергии. Автоэволюция — это облигатное состояние вещества и энергии, поскольку ее нельзя отделить от их других свойств.

2. Биологическая эволюция — терминальный и вторичный процесс, а не первичный или определяющий.

3. Корни биологической эволюции следует искать в неорганической материи, как это доказывает «молекулярная эволюция». Более важно, однако, что неорганическая материя прошла также собственный эволюционный путь, подчиняющийся собственным правилам, которые установились до появления биологического уровня.

4. Прежде чем был достигнут биологический уровень, вещество и энергия претерпели три отдельные и автономные эволюции. Это были: эволюция элементарных частиц, эволюция химических элементов и эволюция минералов.

5. Эти эволюции не только касались отдельных уровней, но были автономными, поскольку каждая явилась результатом особого сочетания специфических компонентов.

6. Эволюции элементарных частиц, химических элементов и минералов подчиняются строгим правилам закрепления и изменения, заложенным в их организации.

7. Эти правила, оказавшиеся общими для всех трех уровней, состоят в следующем: а) все формы и функции происходят от нескольких основных форм и функций; б) все новые формы и функции возникают, очевидно, исключительно путем комбинирования; в) в их организации участвуют принципы симметрии и асимметрии; г) число вариантов ограничено и невелико; д) на всех уровнях преобладает упорядоченность.

8. Эти правила соблюдаются и на биологическом уровне. В результате оказалось, что эволюция живых организмов предетерминирована и канализирована тремя предшествующими эволюциями.

9. Появление элементарных частиц создало некий физический импринт, обусловленный физическими явлениями: гравитацией, магнетизмом, электричеством, светом, температурой и т. п. Например, гравитация представляет собой один из основных детерминантов эволюции живого. С появлением химических элементов возник химический импринт, созданный сотней с небольшим элементов периодической таблицы. Некоторые из основных свойств живых систем обусловлены свойствами атомов углерода. С появлением минералов возник минеральный импринт; он был создан примерно 3000 существующих в природе соединений, каждое из которых принадлежит к одной из

семи кристаллографических систем. Минералы входят в число непременных компонентов многих тканей. Именно минеральные импринты создали тот каркас, на основе которого формировалась эволюция бактерий, растений и животных.

10. Биологическая эволюция осуществляется не в результате изменчивости; напротив, ее основой служит главным образом закрепление. Именно благодаря закреплению поддерживается тот жесткий остов, в рамках которого может возникать и развиваться изменчивость. Изменчивость, выходящая за налагаемые этим остовом пределы, приводила бы к полной дезинтеграции при каждой новой модификации. Без этого остова вещество и энергия коллапсировали бы в самом начале.

11. Вся изменчивость упорядочена, поскольку она ограничивается пределами, допускаемыми изначальным закреплением. Упорядоченность возникает только из упорядоченности.

12. Каждый последующий уровень находится в зависимости от своего предшественника. Он может приобретать новые формы и функции только путем комбинирования компонентов предшествующего уровня. Допускаются только комбинации, а эти последние могут лишь следовать правилам и принципам предшествующих уровней.

13. В то же время каждый новый уровень возникает как типичное новшество не потому, что он создает нечто в корне новое, но потому, что он представляет собой продолжение лишь очень немногих уже ограниченных комбинаций предшествующих уровней. Все прочие альтернативы никогда не могли бы возникнуть или были бы отброшены.

14. Резкое отличие каждого из трех неорганических уровней эволюции, а также биологического уровня от всех предшествующих объясняется тем, что у нас нет возможности сравнивать их со всеми другими альтернативами, которые не смогли реализоваться.

15. В основе всех клеточных организмов лежит одна альтернатива, поскольку генетическим материалом у всех у них служит ДНК. Если бы жизнь существовала в сотне разных типовых форм, основанных на 100 различных генетических материалах, она выглядела бы гораздо менее единообразной и менее необыкновенной. То же самое относится к минералам или к химическим элементам. Последние также основаны на единственной альтернативе — атоме водорода. Все элементарные частицы также выглядят столь одинаковыми, потому что в их основе лежат два компонента — кварки и лептоны.

16. Среди общих эволюционных процессов доминируют два антитетических процесса: один связан с веществом, симметрией и формой, а другой — с энергией, асимметрией и функцией. Они противостоят один другому, но в то же время не могут

быть отделены друг от друга. Энергия превращается в вещество, а вещество — в энергию. Функция не может существовать без формы, а форма создает функцию. Симметрия ведет к стабильности, тогда как асимметрия порождает новые явления.

17. Типы симметрии, играющие главную роль в создании столь многих паттернов у растений и животных, выражены у минералов так же четко, как у живых организмов. Кристаллы минералов обычно обладают симметрией 1-, 2-, 3-, 4- и 6-го порядков. Симметрия 5-го порядка, так часто встречающаяся у растений и беспозвоночных, была недавно обнаружена у квазикристаллов.

18. Асимметрия в строении цветка или тела человека порождается асимметрией, свойственной макромолекулам (например, α-аминокислотам), а эта последняя — асимметрией левоспиральных нейтрино. Асимметрия — необходимая предпосылка биологической функции — характерна также для минералов.

19. Считается, что часто наблюдаемые признаки сходства между растениями и животными или между организмами и минералами носят случайный характер или в лучшем случае являются аналогиями, но не гомологиями. Такая точка зрения проистекает от незнания физических и химических процессов, происходящих на нижних уровнях формирования структуры и функции.

20. Все формы гомологичны, варьирует только степень гомологии. Ни одна форма не является случайной, а возникает в результате изоморфизма. Основные паттерны листьев, стеблей, корней, скелетов или любой другой биологической структуры можно обнаружить у минералов и у исходных форм материи.

21. Все функции гомологичны, варьирует только степень гомологии. Точно так же нет случайных или аналогичных функций; любая функция возникает в результате изофункционализма. У минералов уже существует простая форма репликации, выражающаяся в добавлении сходных атомов к уже выстроенным в ряд атомам, — процесс, называемый кристаллизацией. Кристаллы тоже способны восстанавливать свои обломанные части, воссоздавая первоначальный паттерн, точно так же, как беспозвоночные и позвоночные регенерируют утраченные части, восстанавливая все тело. При дроблении яйца возникают конструкции, наблюдаемые у мыльных пузырей. Проведенный недавно молекулярный анализ мыльных пузырей и мембран яйцеклеток показал, что они имеют сходный химический состав.

22. Сходство формы и функции можно теперь проследить назад до атомной и молекулярной конфигураций, которые имеют близкие физико-химические свойства.

23. Приведенные выше концепции можно интерпретировать следующим образом: 1) форма возникает только из формы; ни

один паттерн не может появиться из ничего, каждый из них возникает только из предшествующего паттерна; 2) функция возникает только из функции; подобным же образом функция не может появиться из ничего, но только из предшествующей функции.

24. Способность поддерживать постоянство и в то же время создавать изменчивость формы существовала до того, как появился ген. Вода, кварц и кальцит не имеют генов, но тем не менее сохраняют определенный фиксированный паттерн и в то же время способны к многочисленным вариациям своей основной формы. У снежинок можно встретить тысячи различных вариантов, но все они имеют гексагональную симметрию. Кварц и кальцит могут находиться в более чем 2000 форм каждый, и все эти формы кристаллизуются в рамках гексагональной системы.

25. Главнейшим событием в пришествии живых организмов было не размножение, как это принято считать, поскольку в простейшей форме оно уже наблюдается у минералов, а появление замкнутого цикла взаимозависимости, установившегося между белком, РНК и ДНК.

26. Появление биологического уровня характеризуется главным образом формированием клетки, гена и хромосомы. Тем самым были созданы дальнейшие уровни закрепления, повторения и изменения путем комбинирования.

27. Клетка создала жестко канализированные пути, снабдив бóльшую часть молекул метками и получив таким образом возможность распределять их по вполне определенным участкам для выполнения определенных задач. Аппарат Гольджи модифицирует сахара, служащие метками для белков, строго детерминируя их локализацию в клетке, а комплексы тРНК — фермент переносят аминокислоты к рибосомам.

28. Во всем этом участвует также ген, но на вторых ролях. Его вклад сводится главным образом к следующему: а) регулируемое повторение данной структуры путем создания более усовершенствованной «формы» — кода; б) сверхупорядоченность, создаваемая его локализацией в органелле с четко выраженными границами — хромосоме; в) огромная скорость; ферментативные процессы в клетке могут протекать и в отсутствие ферментов, последние лишь ускоряют их (во многих случаях в миллионы раз). Кроме того, установлено, что РНК обладает ферментативными свойствами, что прежде считалось прерогативой одних лишь белков; г) закрепление альтернатив; большинство типов симметрии, обнаруженных у живых организмов, уже существует в точно такой же форме у кристаллов и квазикристаллов. Более того, сборка атомов карбоната кальция, из которых построены кости и раковины, определяется чисто физическими процессами. Генный продукт лишь внедряется в ми-

неральный остов, придавая ему определенную специфику. Ген не создает форму, он лишь закрепляет одну из альтернатив, в результате чего лист получается овальным или ланцетовидным, а позвонки длинными или короткими. Точно так же ген не создает функцию, а лишь закрепляет одну из альтернатив. Например, он канализирует реакцию на свет, направляя ее либо по пути, ведущему к фотосинтезу, либо по пути, ведущему к фотодыханию.

29. Структуры и функции, косвенно контролируемые генами, на первый взгляд кажутся совершенно новыми и детерминируемыми только генами, но на самом деле они порождены структурами и функциями, уже существовавшими на предшествующих эволюционных уровнях. В результате комбинирования оснований в молекулах ДНК были закреплены определенные альтернативы, которые затем воспроизводились. Кроме того, обнаружение прерывистых генов и их широкое распространение у эукариот показывает, что и в более сложных организмах не появилось новшеств. Эти гены образуются в результате комбинаций нуклеотидных последовательностей ДНК. В большинстве исследованных прерывистых генов экзон-интронные соединения образованы одинаковыми основаниями. Это привело к заключению, что процессы комбинации различных эукариотических последовательностей ДНК произошли в ходе эволюции от единственного, и притом отдаленного, предка.

30. Хромосома также играет важную, хотя и второстепенную, роль. Хромосома не вносит ничего нового; она появилась еще позднее, чем ген, поскольку представляет собой совокупность генов. Основная роль хромосомы сводится к внесению упорядоченности в расположение генов и их функцию.

31. Хромосома — высокоупорядоченная структура; свидетельством тому служит хромосомное поле, образующееся между центромерами и теломерами. Каждая нуклеотидная последовательность занимает некую оптимальную область в пределах этого поля, и ее функция зависит от ее местоположения в хромосоме. Последовательности ДНК можно разделить на центроны, медоны и телоны в зависимости от того, расположены ли они вблизи центромер, в середине плеч или вблизи теломер. Наличие взаимодействий между этими областями и функциональных ограничений, налагаемых положением в хромосоме, подтверждается данными, полученными на молекулярном уровне.

32. Генетический аппарат был жестко канализирован с самого своего возникновения. Между белком, ДНК и РНК установился замкнутый цикл взаимозависимости. Ни одно из этих соединений не может образоваться без участия других. Белок синтезируется при участии ДНК, а ДНК в свою очередь не

может синтезироваться без помощи белка; РНК строится на ДНК, а ДНК может быть построена на РНК с помощью белка — обратной транскриптазы. Для репликации ДНК необходима РНК-затравка.

33. Только некоторые типы клеточных органелл получили возможность объединяться с образованием клетки. Клетки растений и животных содержат одинаковые органеллы (за исключением хлоропластов). Предполагается, что митохондрии, хлоропласты и другие органеллы объединились в симбиотическое образование, которое сегодня называют клеткой. Об этом свидетельствуют результаты молекулярного анализа ДНК и РНК митохондрий и хлоропластов, которые сходны с ДНК и РНК соответственно бактерий и сине-зеленых водорослей.

34. Самосборка представляет собой очевидное следствие автоэволюции. Она наблюдается на всех уровнях — от элементарных частиц до организмов. Самосборка — автоматический и иерархический процесс. Элементарные частицы объединяются в атомы, атомы образуют макромолекулы, макромолекулы — клеточные органеллы и клетки, клетки объединяются в организмы, а организмы — в сообщества. Самосборку вирусов, рибосом, губок и вен человека можно воспроизвести экспериментально.

35. Сообщества животных и человека создаются путем самосборки организмов, точно так же, как организмы образуются путем самосборки клеток. Оба эти процесса регулируются с помощью физических и химических стимулов, которые воспринимаются рецепторами. Важными участниками процесса сборки являются такие физические факторы, как свет и звук. Зрение позволяет распознавать форму и движения, а пение птиц и язык человека используются для демаркации территории. При формировании групп используется также обмен пищей, слюной и выделениями половых желез. Химические вещества подавляют размножение или стимулируют его, а эндогенные факторы определяют направление миграции.

36. Автоэволюции присущ некий антитетический элемент, проявляющийся в том, что интеграции противостоит автономия. На каждом уровне эволюции, от элементарных частиц до сообществ, в результате самосборки образуются специфические единицы, но в то же время автономия приводит к независимости составляющих эти единицы компонентов. Автономия проявляется на атомном уровне в форме радиоактивности, на клеточном уровне — в форме злокачественного роста, а в сообществах — в виде революций, которыми руководят индивидуумы.

37. Каждый уровень организации жизни противодействует среде, из которой он произошел; в противном случае он не мог бы сохранять свою независимость как отдельная и четко ограниченная структура. От гена до вида и типа все уровни благо-

даря своей собственной организации в значительной степени избегают воздействия среды. Для этого они используют внутренние регуляторные механизмы.

38. В процессе эволюции противодействие среде возрастало. Беспозвоночные и низшие позвоночные частично находятся во власти температурных колебаний, но у высших позвоночных имеются механизмы терморегуляции, позволяющие им поддерживать постоянную температуру тела. Деревья, у которых соки движутся вверх до самых верхушек, и человек, у которого несмотря на вертикальное положение тела кровь направляется к головному мозгу, способны противодействовать гравитации.

39. Взаимоотношения между организмом и средой можно теперь описать следующим образом, разделив их на четыре этапа: а) все организмы построены из компонентов, имеющихся в среде; б) в процессе эволюции живые организмы становились все более независимыми от среды; в) противодействие среде также возрастало; г) в то же время организм обладает способностью противостоять воздействиям среды, оценивая ее изменения и производя соответствующие подгонки. Для этого используются фоторецепторы, барорецепторы, хеморецепторы, электрорецепторы и терморецепторы.

40. Среда вызывает у организмов модификации шести главных типов, которые антагонистичны: а) непосредственно связанные со средой; б) не связанные непосредственно со средой; в) связанные с организацией генотипа; г) не связанные с организацией генотипа; д) не приводящие к перманентной модификации генотипа; е) приводящие к перманентной модификации генотипа.

41. Последствия этих модификаций выражаются в том, что адаптация не представляет собой ни перманентное, ни оптимальное состояние. Но что самое существенное, адаптация — это главным образом внутреннее состояние.

42. У растений и многих животных нет разделения между зародышевой плазмой и сомой. Из одной клетки листа можно вырастить целое растение; гены, введенные в оплодотворенные яйца позвоночных, включаются в клетки зародышевой линии. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что события, происходящие в процессе эмбрионального развития и в постнатальный период, давали на клеточном уровне такие результаты, которые эволюция вынуждена была использовать. В качестве источников упорядоченной изменчивости, обусловившей течение биологической эволюции, эти решения могли иметь столь же важное значение, как те, которые возникали в клетках зародышевой линии.

43. Генотипические модификации многочисленны и антитетичны. Они могут быть: а) связаны с самим генотипом; б) не

связаны с его собственной организацией; в) связаны со средой; г) не связаны со средой; д) приводящими к перманентному изменению среды; 6) не приводящими к перманентному изменению среды. Такие антитетические явления, столь обычные в природе, в основном и порождают противоречивые ситуации.

44. Биологическая эволюция — процесс симбиотический. Клетка представляет собой как бы мозаику, порождаемую несколькими автономными эволюциями, которые делятся на два типа. К первому относятся автономные эволюции, предшествовавшие возникновению жизни; продукты этих эволюционных процессов вошли в состав клетки в виде элементарных частиц, химических элементов и минералов. Ко второму относятся эволюции таких органелл, как митохондрии и ядро, которые, как предполагается, вначале существовали независимо и лишь позднее объединились в симбиотическую единицу, называемую клеткой. Они продолжают свою автономную эволюцию и в то же время вынуждены подчиняться той новой структуре, к которой они теперь принадлежат. Это и есть главный источник неоптимальности и нестабильности эволюции, которые приводят в замешательство уже несколько поколений эволюционистов. Примерами результата автономных эволюций служат: а) электрические разряды у рыб, порождаемые независимым поведением элементарных частиц; б) наличие больших количеств небелковых пептидов у растений; в) избыток ДНК у эукариот; г) избыток митохондрий в яйцеклетке.

45. Организм также представляет собой мозаику, порожденную несколькими частично независимыми эволюциями. Каждый орган, хотя он и находится под контролем организма как целого, претерпевает частично независимую эволюцию, обусловленную автономными эволюциями составляющих его клеток. Примером такой независимой эволюции служит злокачественный рост. Кроме того, жесткие физико-химические каналы клетки и организма вынуждают их многократно возвращаться ко многим феноменам независимо от преобладающих обстоятельств. Именно поэтому дифференциальное размножение и дифференциальная смертность играют в эволюции незначительную роль.

46. Эволюция необязательно представляет собой медленный процесс, вносящий при каждой трансформации лишь небольшие изменения. Некоторые события происходят за несколько дней, а не столетий. У лягушек переход от жизни в воде к жизни на суше занимает лишь несколько дней и детерминируется химическими факторами. Эта трансформация в своей основе не отличается от «завоевания суши» позвоночными. Человек и другие млекопитающие при рождении всего за не-

сколько минут совершают аналогичный переход из водной среды в воздушную.

47. Оленя можно превратить в кита с помощью химических манипуляций и относительно быстрых событий. Как показывают клонирование и гибридизация ДНК, киты и тюлени произошли не от рыб, а от наземных млекопитающих — оленя и норки соответственно. Тюлени используют при нырянии тот же химический механизм против асфиксии, который используют младенцы при длительных родах.

48. Некоторые из наиболее важных признаков, отличающих человека от человекообразных обезьян, отсутствуют у него при рождении. Эволюция человека, по-видимому, зависела главным образом от изменений в регуляторной ДНК, а не в структурных генах.

49. Не только виды, но даже роды и семейства могут возникать с помощью многих различных механизмов. Их диапазон простирается от изменений, присущих минералам, и физических факторов до изменений в регуляторных ДНК. Структурные гены, по-видимому, играют в эволюции весьма скромную роль.

50. Автоэволюционизм лишь способствует разъяснению некоторых проблем, связанных с социобиологией. Однако, предлагая совершенно иной подход к эволюции, он изменяет интерпретацию многих явлений, связанных с социальным поведением человека.

51. Этика, как любой другой биологический феномен, имеет физико-химическую основу. Бороться за справедливость и стремиться к истине человека побуждают физико-химические сигналы, возникающие в его организме. Альтруизм и сотрудничество находят свое объяснение в присущих автоэволюции процессах самосборки. Улыбка всегда появляется у человека в трехмесячном возрасте, причем даже у слепых и слепо-глухих детей.

52. Измениться должна не биология, а физика. Прошло время, когда биология должна была приспосабливаться к физике. Данные об автоэволюции требуют, чтобы физика пересмотрела свои концепции случайности и энтропии.

53. Упорядоченность преобладала на всех уровнях эволюции. Неупорядоченность в физике и биологии отражает лишь отсутствие знаний о ранних эволюционных событиях или о низших уровнях организации. Эволюция элементарных частиц протекала самым организованным образом, так же как и эволюция химических элементов и минералов. Биологическая эволюция столь же строго соблюдала ту же упорядоченность. Впечатление неупорядоченности, создающееся у ряда авторов, порождается не организацией материи, а наличием во всех явле-

ниях динамической, временно́й компоненты. Существование этой компоненты нередко принимают за компоненту неупорядоченности, а между тем они независимы.

54. Имеющиеся в настоящее время данные приводят к следующему главному заключению: упорядоченность возникает только из упорядоченности; форма возникает только из формы; функция возникает только из функции. В Природе ни упорядоченность, ни форма, ни функция никогда не создаются и не утрачиваются; они лишь трансформируются в результате комбинирования. К моему удивлению, это заключение оказалось сходным с химическим законом сохранения материи Лавуазье. Связано это, вероятно, с тем, что биологическая эволюция и эволюции, которые ей предшествовали, рассматриваются теперь лишь как разные уровни непременной трансформации материи.

55. В будущем эволюция неизбежно должна подчиняться той автоэволюции, которая создавала ее до сих пор. Благодаря этому в изучении эволюции, как и в любой другой области науки, можно будет делать предсказания после того, как накопится достаточно сведений о корпускулярной, атомной, молекулярной, минеральной и клеточной организации.

56. Автоэволюционизм проложил путь для экспериментирования, которое позволит воссоздать ход эволюции в лабораторных условиях и предсказать ее течение. Когда это удастся сделать, можно будет построить теорию эволюции, которая будет иметь собственные законы, описываемые математическими уравнениями.

Глава 29

Сопоставление автоэволюционизма с неодарвинизмом

Неодарвинизм претендует на то, что он вобрал в себя любые из возможных объяснений эволюции

Согласно ведущим приверженцам неодарвинизма (или «современного синтеза», как его также называют), нельзя выдвинуть ни одного нового положения, которому неодарвинизм уже не дал объяснения или которое он уже не включил в свою доктрину. Стеббинс и Айала (Stebbins, Ayala, 1985) четко развивают эту мысль в своей статье «Эволюция дарвинизма», в которой они подчеркивают, что и дарвинизм, и неодарвинизм полностью объясняют весь механизм эволюции. Они представляют свою «теорию эволюции» как всеохватывающее объяснение, к которому невозможно добавить ничего действительно нового.

Центральные догмы двух противоположных интерпретаций эволюции

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
1. Неодарвинизм, или «современный синтез», представляют как «теорию», дающую полное и единственно возможное объяснение биологической эволюции	1. *Неодарвинизм не является научной теорией,* поскольку он несопоставим с теориями, преобладающими в таких точных науках, как физика и химия	1. У неодарвинизма отсутствуют следующие характеристики научной теории: 1) у него нет законов, сформулированных в математических терминах и описывающих зависимости, характерные для эволюционного процесса; 2) он неспособен предсказывать появление новых видов; 3) он не может объяснить, как возникли и как эволюционировали форма и функция

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
2. Труд Дарвина называется «Происхождение видов», и весь неодарвинизм сконцентрирован на проблемах видообразования и динамики популяций	2. Неодарвинизм *начинает не с того конца* эволюционного процесса, т. е. с завершающего события в формировании видов и популяций. Ни одно явление нельзя понять, пытаясь искать его механизм в его последствиях, а ие в его причинах	2. Анализ видов и популяций не может вскрыть причин эволюции; только начав с противоположиого конца, т. е. с происхождения формы и функции, возникших вместе с первичным формированием вещества и энергии, можно понять механизм эволюции
3. Отбор всемогущ	3. *Никакого отбора* не существует; отбор — это термин, от которого следует решительио отказаться, если мы хотим понять физико-химическую основу эволюции	3. Отбор — абстрактная система выбора; его нельзя налить в сосуд или взвесить; это не материальный компонент Вселеииой, а поэтому его нельзя рассматривать как механизм материального процесса эволюции
4. Возникновение жизни определяется отбором	4. В физике или химии отбор не играет никакой роли	4. Ни в одной книге по физике или химии не используется слово «отбор»
5. Дифференциальное размножеиие имеет первостепеиное значение	5. *Дифференциальное размножение не имеет решающего значения* для эволюции	5. Размножение ие может изменить изначальную канализацию, установившуюся до возникновения клетки и ДНК
6. Мутационный процесс случаен	6. *Мутационный процесс носит направленный характер*	6. Весь мутационный процесс направляется молекулярными ограничеииямн, иалагаемыми на уровне нуклеиновых кислот и белков. Недавине исследования эволюции ДНК показали, что мутационный процесс канализирован
7. Предполагается случайность на всех уровнях	7. *На каждом эволюционном уровне преобладает упорядоченность.* Когда в биологии говорят о неупорядоченности, это свидетельствует о незнании происходящих процессов	7. В эволюции элементарных частиц прослеживается упорядоченность, так же как и в эволюции химических веществ и минералов. Впечатление неупорядочеиности в физике и биологии порождается дииамичностью процесса, а ие его организацией

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
8. Изучение «молекулярной эволюции», которую неодарвинизм быстро включил в рамки своей теории, берет начало в работах Опарина, где рассматривается неорганическое происхождение жизни	8. *«Молекулярная эволюция» — это очень ценный подход,* но он сосредоточен на процессах, относящихся главным образом к происхождению нуклеиновых кислот и белков, поскольку неодарвинизм придает гену первостепенное значение	8. «Молекулярная эволюция» не обращает должного внимания на появление формы и функции, которые предшествовали гену и имели независимое происхождение. Не рассматривает она также автономные эволюции элементарных частиц, химических элементов и минералов
9. Никакие автономные процессы не рассматриваются	9. *Автоэволюция* возможна благодаря тому, что способность эволюционировать заложена в первичной материи	9. *Автоэволюционизм* — это интерпретация процесса автоэволюции
10. Эволюция представляет собой биологический процесс	10. *Биологическая эволюция — завершающий,* а не начальный процесс	10. Три предшествующие эволюции уже вполне сложились ко времени возникновения биологической эволюции
11. Биологическая эволюция началась внезапно; ей не предшествовали отдельные или автономные эволюции	11. Биологической эволюции предшествовали *три автономные эволюции*: биологическая эволюция — неизбежное следствие трех предшествовавших ей эволюций и канализирована ими	11. Биологической эволюции предшествовали: 1) эволюция элементарных частиц; 2) эволюция химических элементов и 3) эволюция минералов; каждая из них протекала в соответствии со своими собственными правилами и канализировала эволюцию следующего уровня
12. Эволюция элементарных частиц не рассматривается	12. *Автономная эволюция* элементарных частиц создала *физический импринт*	12. Эволюция элементарных частиц характеризуется следующими чертами: 1) все частицы произошли лишь от частиц двух основных типов: кварков и лептонов; 2) создание новых форм основывалось на комбинировании; 3) организация осуществлялась при участии принципов симметрии; 4) в эволюции элементарных частиц преобладала упорядоченность
13. Эволюция химических элементов не	13. *Автономная эволюция* химических элемен-	13. Эволюция химических элементов была основана

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
имеет отношения к биологической эволюции	тов создала *химический импринт*	на принципах, сходных с принципами эволюции элементарных частиц: 1) все элементы происходят от одной «формы» — водорода; 2) в создании новых форм использовалось комбинирование; 3) число вариантов было ограничено и невелико; 4) в их эволюции преобладала упорядоченность
14. Эволюция минералов не рассматривается	14. *Автономная эволюция* минералов создала *минеральный импринт*; она выработала много базовых форм и функций, которые впоследствии использовались биологической эволюцией	14. Эволюция минералов характеризуется чертами, сходными с чертами предшествовавших эволюций: 1) все виды минералов относятся к одной из семи кристаллографических систем, но главным образом к кубической; 2) в создании новых форм использовалось комбинирование; 3) число форм относительно невелико; 4) организация осуществлялась при участии принципов симметрии; 5) в эволюции минералов преобладала упорядоченность
15. Биологическая эволюция есть результат случайных событий и отбора	15. Биологическая эволюция полностью обусловлена *упорядоченностью трех предшествовавших эволюций*	15. Каждый уровень находится в плену правил комбинирования, установленных предыдущим уровнем, и его эволюция может протекать лишь по каналам, уготованным более ранним импринтом
16. Гравитация никак не учитывается неодарвинизмом	16. *Гравитация* — основной детерминант организации и эволюции жизни	16. Силы гравитации определяют послойное распределение химических веществ в оплодотворенном яйце, направляя таким образом дифференцировку зародыша
17. Свет, температура, электричество и магнетизм рассматриваются в физиологии, но их не относят к числу факторов, имеющих эволюционное значение	17. *Свет, температура, электричество и магнетизм* играют важнейшую роль в канализации эволюции	17. Растительные ткани могут функционировать как световоды, пол у рыб регулируется температурой, электрический ток оказывает влияние на поведение животных, а магнитное поле определяет направление движения бактерий
18. Происхождение биологической формы	18. *Форма может возникнуть только из фор-*	18. Каждая биологическая структура формируется на

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
не рассматривается; предполагается, что она появилась у живых организмов, не имея предшественников	*мы*, ни одна форма не может появиться заново; она может порождаться лишь формой, существовавшей ранее	основе какого-либо предшественника, так что можно проследить ее происхождение вплоть до элементарных частиц
19. Любая форма возникает в результате действия отбора	19. *Изоморфизм* (сходство форм) обусловлен тем, что любая форма заложена в организации материи и ее возникновение связано с предшествующими уровнями. Форма никогда не бывает аналогичной чему-либо или случайной. Все формы гомологичны, варьирует лишь степень их гомологичности	19. Основные паттерны листьев, скелетов или любой другой биологической формы можно проследить в обратном направлении до минералов и до симметрии материи
20. Игнорируется происхождение биологической функции; считается, что у нее не было предшественников	20. *Функция может возникнуть только из функции*; ни одна функция не может появиться ниоткуда, она может только образоваться из предшествующей функции	20. Каждая биологическая функция также формируется на основе какого-то неорганического предшественника
21. Все функции появились в процессе отбора	21. *Изофункционализм* (сходство функций). Любая функция имеет энергетическую основу и связана своим происхождением с предыдущими уровнями; ни одна функция не может быть случайной или аналогичной. Все функции гомологичны; варьирует лишь степень их гомологичности	21. Асимметрия, лежащая в основе функции, характерна уже для элементарных частиц; процесс повторения, наблюдаемый у минералов, лежит в основе биологического воспроизведения, а свойственный живым организмам процесс регенерации уже имеется у минералов
22. Функция — это феномен, не имеющий собственной эволюции	22. *Каждый химический элемент клетки имеет некую изначальную функцию*, пусть самую простую и незаметную	22. По мере продвижения эволюции химические соединения изменяли свои функции и приобретали новые функции. Примером служит инсулин, существовавший у насекомых еще до возникновения поджелудочной железы у позвоночных
23. Эволюция основана на изменчивости	23. *Постоянство — главное свойство эволюции*;	23. Постоянство обеспечивает стабильность и ту осно-

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
	без этого никогда не могла бы возникнуть изменчивость	ву, на которой может осуществляться комбинирование; в противном случае при каждой новой модификации происходила бы дезинтеграция
24. Биологическая эволюция ведет к созданию совершенно новых форм, которых прежде не существовало	24. *На биологическом уровне не возникает ничего существенно нового.* Каждый уровень вносит новшества только путем комбинирования прежних компонентов, но не создает ничего в корне нового; новыми являются только комбинации	24. Элементарные частицы создают новые формы путем комбинирования; атомы образуют новые молекулы путем комбинирования; азотистые основания образуют последовательности ДНК путем комбинирования; последовательности ДНК образуют прерывистые гены путем комбинирования; клетки строят организмы путем комбинирования
25. Не признается ни существование антитетических процессов, ни их роль в возникновении формы или функции	25. В общем эволюционном процессе доминируют *два антитетических процесса* (в одном участвуют вещество, симметрия и форма, в другом — энергия, асимметрия и функция); они противодействуют друг другу, но в то же время не могут быть разделены	25. Энергия превращается в вещество, а вещество в энергию в соответствии с уравнением Эйнштейна. Функция не может существовать без формы, а форма создает функцию. Симметрия приводит к стабильности, а асимметрия порождает новые явления в соответствии с принципом П. Кюри
26. Никакие антитетические структуры или функции не рассматриваются в качестве ключевых компонентов эволюции	26. Антитетические структуры и функции встречаются на каждом уровне и имеют важнейшее значение для формирования и канализации взаимодействий	26. Кварки и антикварки образуют мезоны; в ДНК присутствуют кодоны, а в тРНК — антикодоны; антигены реагируют с антителами
27. Появление и установление симметрий — явление, чуждое неодарвинизму	27. *Типы симметрии, характерные для биологических систем*, уже имеются в минералах, хотя последние лишены генов	27. Принципы симметрии, играющие роль при создании столь многих паттернов растений и животных, совершенно аналогичны тем, которые характерны для минералов. Симметрия 5-го порядка, так часто наблюдаемая у растений и беспозвоночных, обнаружена и в квазикристаллах

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
28. Асимметрия не играет роли в эволюции и не связана с появлением функции	28. *Асимметрия — необходимая предпосылка для возникновения функции*; асимметрия биологических систем — результат первичной асимметрии	28. Асимметрия, характерная для биологических систем, прослеживается до таких молекул, как α-аминокислоты или D-сахара и далее до нейтрино, у которого уже имеются право- и левоспиральные разновидности
29. Постоянство и изменчивость биологических систем определяются только генами и хромосомами	29. *У воды и кальцитов генов нет*, а между тем они сохраняют фиксированный паттерн, который в то же время допускает возникновение тысяч вариаций основной формы	29. Снежинки встречаются в тысячах различных вариантов, но все они имеют гексагональную симметрию. Известно более 2000 форм кальцита, и все они относятся к гексагональной кристаллографической системе
30. Формы, характерные для биологических систем, не связаны с формами, характерными для минералов, поскольку у минералов нет генов, а любая форма детерминируется генами.	30. *Формы, характерные для биологических систем, обнаруживаются у минералов* и происходят от них; как теперь можно видеть, такое сходство обусловлено сходством атомной и молекулярной организации	30. Формы, характерные для корней, стеблей, листьев, цветков и плодов, а также формы тела животных и его сегментацию можно обнаружить хотя и в зачаточных, но по существу сходных паттернах минералов
31. Биологические функции не имеют никакого отношения к минералам, поскольку у минералов нет генов, а любая функция детерминируется генами	31. *Биологические функции уже наличествуют у минералов* и ведут свое начало от них; также и в этом случае можно говорить о том, что сходство функций основано на химическом сходстве, которое прежде оставалось невыявленным	31. Репликация уже происходит у минералов в виде взаимной подгонки соответствующих атомов; регенерация, наблюдаемая у растений и животных, уже имеет место у минералов, способных восстанавливать идеальный кристалл из маленького обломка; при дроблении яйца возникают формы, сходные с мыльными пузырями
32. Ген всемогущ	32. *Ген играет определенную, но второстепенную роль*	32. Ген появился на поздних стадиях эволюции клетки; до его появления основные формы и функции определялись физико-химическими и минеральными импринтами
33. Ген представляет собой единственную основу развития и эволюции	33. *Основные функции гена*: 1) контролируемое повторение данной структуры; 2) создание дополнительной упорядоченности, обеспечивае-	33. Ферментативные процессы могут протекать в клетке и без участия ферментов; последние лишь ускоряют процессы, иногда в миллионы раз; недавно

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
	мой строгой локализацией в определенной органелле; 3) необычайное ускорение процессов; 4) закреплеиие альтернатив	было обнаружено, что РНК обладает ферментативиой активностью, которую прежде считали прерогативой белков
34. Все формы и функции порождаются исключительно генами	34. *Ген не порождает форму или функцию,* он лишь закрепляет одну из имеющихся альтернатив, внедряя генный продукт в минеральный остов	34. Основиые формы листьев уже представлены у минералов; у них можно найти также основные формы позвонков. Ген только закрепляет и воспроизводит одну из альтернатив, в результате чего лист приобретает овальную нли ланцетовидную форму, а позвонки оказываются короткими нли длинными
35. Хромосома имеет важиейшее значение	35. *Хромосома иерает определенную, но лишь второстепенную роль;* хромосома не вносит ничего существенно нового	35. Хромосома появилась в процессе эволюции еще поздиее, чем геи, потому что она представляет собой упорядоченную комбинацию геиов; хромосома внесла упорядоченность в положение и функцию гена
36. Хромосома представляет собой хаотическую структуру, перестройки которой происходят случайным образом	36. *Хромосома — высокоупорядоченная структура*	36. *Наличие хромосомного поля означает*, что положение последовательностей ДНК в хромосоме определяется прежде всего центромерами и теломерами; каждая последовательность ДНК занимает оптимальную область, что дает нам возможность делить геиы на центроны, медоны и телоны. Об упорядоченности хромосомы свидетельствуют результаты опытов по клонированию и гибридизации последовательностей, локализованных в хромосомах разной величины
37. Для эволюции генов и хромосом нет никаких физико-химических ограничений	37. В результате формирования генов и хромосом *генетический аппарат был жестко канализирован*	37. Между белком, ДНК и РНК установился замкнутый цикл взаимозависимости, поскольку ни одно из этих соединений не может образоваться без участия другого

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
38. Считается возможным существование клеток, организмов и признаков любого типа	38. *Возможно возникновение клеточных органелл, клеток и организмов только некоторых типов*	38. У растений и животных клеточные органеллы (за исключением хлоропластов) одинаковы; число различных клеточных типов у человека равно примерно 260, а число типов животных — только 26
39. Клетки и организмы рассматриваются как машины	39. *Клетки и организмы не представляют собой машины*, поскольку они образуются путем процессов самосборки, в которых каждая клетка распознает другие и непосредственно связана со всей структурой	39. Машина состоит из совершенно разных частей, и ей необходима согласованная организация только на уровне конечной функции, тогда как клетка строится изнутри. На каждом этапе происходит процесс взаимного химического узнавания ее компонентов
40. Случайность и отбор, а не упорядоченность на атомном уровне и принципы иерархии ведут к организации	40. *Самосборка представляет собой зримое следствие автоэволюции;* этот процесс имеет строгую физико-химическую основу, обнаруживая упорядоченность и иерархию в самоорганизации	40. Самосборка происходит на всех уровнях — от уровня элементарных частиц до уровня организмов; самосборка — процесс автоматический и иерархический: из частиц строятся атомы, из атомов — макромолекулы, из макромолекул — клетки, из клеток — организмы, организмы путем самосборки образуют сообщества
41. Для объяснения процесса формирования сообществ привлекают концепции давления естественного отбора, дрейфа генов и другие абстрактные концепции	41. *Сообщества образуются путем самосборки организмов*, точно так же, как организмы образуются путем самосборки клеток. Как те, так и другие процессы самосборки регулируются простыми химическими и физическими стимулами, распознаваемыми рецепторами	41. Образование групп регулируется химической информацией, которой обмениваются индивидуумы данного сообщества в форме пищи, слюны и секретов половых желез. Химические вещества, выделяемые различными органами, подавляют или стимулируют размножение, регулируя численность популяции. Эндогенные факторы направляют миграцию, а физические факторы обусловливают сборку
42. В процессе эволюции возможности для изменчивости расширялись	42. Эволюция создавала *ограничения на каждом новом этапе*	42. Эволюционный канал, получивший возможность продолжаться дальше, исключал многие альтернативы

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
43. Число форм неограничено благодаря случайным событиям и отбору	43. *Число форм лимитировано и невелико* из-за ограничений, налагаемых изначальной организацией материи	43. Элементарных частиц всего несколько, химических элементов лишь немногим больше 100, минералов лишь около 3000, а живых существ примерно 1 500 000
44. Вымирание видов происходит главным образом в результате катастроф	44. *Вымирание видов обусловлено «видовыми часами»* или какими-то другими пока неизвестными причинами	44. У клеток имеются часы, определяющие продолжительность их жизни. У видов, возможно, есть часы, определяющие продолжительность жизни вида
45. Видообразование — процесс непрерывный; палеонтологическая летопись считается неполной	45. *Видообразование не обязательно должно быть непрерывным*	45. В палеонтологической летописи наблюдаются длительные периоды застоя, за которыми следуют вспышки видообразования
46. Эволюция происходит за счет небольших вариаций	46. *Виды, роды и семейства* могут появляться с помощью множества различных механизмов. Их диапазон простирается от модификаций минералов и изменений физических факторов до изменений, происходящих на уровне регуляторных ДНК. Структурные гены, по-видимому, играют в эволюции скромную роль	46. Благодаря самосборке на молекулярном уровне скачкообразно создаются новые паттерны. В сплайсинге генов заключена возможность крупных упорядоченных изменений. Шимпанзе и человек принадлежат к разным семействам, а между тем различия в их ДНК составляют всего 1,1%
47. Биологическая эволюция — процесс медленный и непрерывный	47. *Биологическая эволюция необязательно должна происходить медленно*; некоторые процессы занимали несколько дней, а не многие столетия	47. Мутации у растений могут происходить скачками, сразу создавая различия на уровне семейств, а мутации у насекомых могут привести к появлению дополнительных конечностей, т. е. признаков, свойственных представителям других классов беспозвоночных
48. «Завоевание суши» позвоночными считается крайне медленным и постепенным процессом	48. *«Завоевание суши» позвоночными могло произойти за несколько дней или лет.* Человек и все млекопитающие совершают сходный переход из водной среды в воздушную при рождении, и длится он всего несколько минут	48. Переход от водного образа жизни к наземному занимает у лягушек и других амфибий лишь несколько дней и регулируется главным образом химическими сигналами. К числу происходящих при этом изменений относятся переход от жаберного дыхания к легочному и изменения формы тела и биологии питания, причем все это совершается одновременно

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
49. Считается, что трансформации видов протекают крайне медленно и обусловлены случайными мутациями	49. *Оленя можно превратить в кита* в результате химических воздействий и относительно быстрых событий	49. Методом клонирования и гибридизации ДНК было подтверждено, что киты и тюлени происходят не от рыб, а от наземных млекопитающих — оленя и норки соответственно. Тюлени при нырянии используют тот же химический механизм против асфиксии, что и младенец в случае длительных родов
50. Среда чрезвычайно эффективно изменяет организмы с помощью отбора, который играет роль сита	50. *Каждый уровень организации жизни противодействует среде*, из которой он возник; в противном случае он не мог бы поддерживать свою независимость как структура. Такое противодействие дает возможность частично избежать влияния среды	50. Ген, хромосома, клетка, организм, вид и тип благодаря своей собственной организации в значительной степени избегают воздействия среды
51. Организмы находятся целиком во власти среды	51. *Противодействие* среде *возрастало* в процессе эволюции	51. Беспозвоночные и низшие позвоночные частично изменяют свою температуру в соответствии с колебаниями температуры среды, но высшие организмы эффективно противостоят этим колебаниям с помощью механизмов терморегуляции
52. Взаимодействию организма со средой не дано точного определения	52. *Взаимоотношения организм — среда можно разбить на несколько стадий*	52. Во взаимодействиях между средой и организмом можно выделить четыре стадии: 1) организмы изначально состоят из тех же компонентов, что и среда; 2) по мере развития жизни независимость от первоначальной среды возрастает; 3) развивается противодействие среде, что стабилизирует клеточную организацию; 4) организм обладает способностью адаптироваться к среде, оценивая изменения своих параметров с помощью физико-химических рецепторов и производя соответствующие подгонки

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
53. Зависимость между генотипом и средой остается неясной	53. *Изменения генотипа многочисленны и антитетичны*	53. Существует несколько главных типов изменений: 1) связанные с самим генотипом; 2) не связанные с организацией генотипа; 3) связанные со средой; 4) не связанные со средой; 5) приводящие к перманентной модификации среды; 6) не приводящие к перманентной модификации среды
54. Модификации, вызываемые средой, создают большую путаницу	54. *Модификации, индуцируемые средой, поддаются классификации и антитетичны*	54. Существует шесть основных типов модификаций организмов, вызываемых средой: 1) связанные со средой; 2) не связанные со средой; 3) связанные с организацией генотипа; 4) не связанные с организацией генотипа; 5) не приводящие к перманентной модификации генотипа; 6) приводящие к перманентной модификации генотипа
55. Сома и клетки зародышевой линии не влияют друг на друга	55. *Между развитием и эволюцией существует особая зависимость.* Она вытекает из того, что у растений и у многих животных нет разделения между клетками зародышевой линии и сомой. Следовательно, события, происходящие в процессе эмбрионального и постнатального развития, приводят к результатам, которые эволюция вынуждена использовать	55. Из одной-единственной клетки листа можно регенерировать целое растение. Введение в оплодотворенные яйца мышей чужеродных генов привело к развитию гигантских мышей в результате включения этих генов в клетки зародышевой линии
56. Клетка рассматривается как единственная эволюционная единица, на которую действует отбор	56. *Эволюция — симбиотический процесс.* Эволюция клетки представляет собой мозаику из нескольких автономных эволюций	56. Примерами служат: 1) электрические разряды у рыб как результат автономной эволюции элементарных частиц; 2) наличие избыточного количества небелковых пептидов у растений; 3) избыток ДНК у эукариот — результат автономной макромолекулярной эволюции; 4) большое количество митохондрий в ооцитах

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
57. Организм рассматривается как эволюционная единица	57. *Эволюция организма также представляет собой мозаику, сложившуюся из нескольких частично независимых эволюций.* Из сотрудничества или противодействия эволюций отдельных клеток создается эволюция организма	57. Каждый орган, хотя он и находится под контролем организма как целого, претерпевает собственную, частично независимую, эволюцию благодаря автономным эволюциям, происходящим в пределах составляющих его клеток. Одним из примеров такой независимой эволюции служат злокачественные новообразования
58. Ортогенез — наличие четко выраженных эволюционных направлений — отрицается или считается несущественным	58. *Ортогенез представляется прямым результатом канализации,* заложенной на эволюционных уровнях, предшествовавших биологической эволюции, и результатом отдельных эволюций, происходящих внутри клеток	58. Классическим примером ортогенеза служит эволюция зубов и ног у лошади, изменения которых происходили в определенных направлениях
59. Конвергенция, т. е. повторное возникновение в процессе эволюции одного и того же явления, считается случайной	59. *Конвергенция обусловлена тем, что хромосома и клетка имеют жесткую организацию и развиваются по собственным эволюционным направлениям,* частично независимо от среды. Именно поэтому дифференциальная смертность и дифференциальное размножение играют второстепенную роль в эволюции	59. Примером служит почти полная идентичность эволюции сумчатых в Австралии и плацентарных млекопитающих в Евразии
60. Консерватизм — сохранение без существенных изменений одних и тех же структур, функций и генов — объясняется случайностью мутаций и абстрактным отбором	60. *Консерватизм: структуры и функции, так же, как гены, не претерпевают существенных изменений,* потому что их возникновение связано с внутренней упорядоченностью, присущей автоэволюции	60. Примерами служат гены рРНК, не претерпевшие заметных изменений со времени возникновения бактерий. То же самое относится к симметричным паттернам и таким основным функциям, как фотосинтез и дыхание
61. Мимикрия — близкое сходство между организмами, принадлежащими к разным царствам, — излюбленный пример действия отбора	61. *Мимикрия представляет собой результат изоморфизма и изофункционализма,* направлявших эволюцию растений и животных	61. Насекомое похоже на лист, а орхидея — на пчелу, потому что в основе их строения лежат одни и те же паттерны и функции, унаследованные от минералов

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
62. Половой диморфизм и брачное поведение — краеугольные камни дарвинизма, доказывающие силу естественного отбора	62. *Половой диморфизм и брачное поведение*: яркая окраска самцов птиц, насекомых и моллюсков связана с высокими температурами в тропиках	62. Яркая окраска моллюсков тропических морей не может быть связана с половым отбором по той простой причине, что многие из них — гермафродиты
63. Преадаптация — возникновение структуры до того, как в ней возникла «потребность», — явление, которое труднее всего объяснить с позиций неодарвинизма	63. *Преадаптация становится понятной, если признать, что структура не связана с «потребностью»*, а представляет собой прямое следствие автоэволюции	63. Примером служит образование пениса у моллюсков, который отсутствует у рыб, рептилий и большинства птиц и внезапно появляется вновь у млекопитающих
64. Адаптация — система координированных процессов — является постоянным источником разногласий	64. *Адаптация обусловлена тем, что организм изначально состоит из тех же физико-химических компонентов, что и окружающая его среда*; поэтому он может приспосабливаться к среде, но ему необязательно достигать при этом оптимального состояния	64. Организмы способны адаптироваться, потому что в процессе эволюции у них развились физико-химические рецепторы, которые дают им возможность оценивать происходящие в среде изменения и соответственно изменять свои реакции. Адаптация — это главным образом внутреннее состояние
65. Атавизм игнорируется	65. *Атавизм — результат комбинаций, повторяющих более ранние решения*	65. Атавизм — всеобщее явление, наблюдаемое на уровнях органелл и органов. Примером служит наличие хвостика у некоторых новорожденных
66. Отбор рассматривается как оптимизирующий процесс	66. *Ни одна адаптация не бывает оптимальной или перманентной.* Фотосинтез — одна из самых древних биологических функций — далек от оптимальности. Адаптация возникает главным образом за счет внутренних механизмов	66. Только очень небольшая часть солнечной энергии, достигающая поверхности Земли, используется растениями, так что фотосинтез — процесс чрезвычайно малоэффективный
67. Социальные явления относят на счет отбора	67. *Социальные явления имеют главным образом физико-химическую природу*. Автоэволюционизм способствует изменению интерпретации многих явлений, относящихся к области социобиологии	67. Имеется много данных, свидетельствующих о том, что поведение самцов и самок детерминируется химическими и физическими факторами. Обмен химическими веществами в форме пищи, слюны и секретов половых желез детерминирует численность группы и ее поведение. Однако пред-

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
		стоит узнать еще очень многое, прежде чем можно будет говорить о социобиологии как о сформировавшейся науке
68. Альтруизм нелегко объяснить отбором, потому что он ведет к повышению приспособленности других особей за счет альтруиста	68. *Альтруизм, или саморазрушительное поведение, направленное на благо других особей, проистекает из огромного стремления жизни к автоэволюции*	68. Пчелы, нападающие на других животных, гибнут защищая пчелиную семью ужалив врага, пчела погибает
69. Улыбка человека — функция, рассматриваемая как результат естественного отбора, ибо она дарует некое «преимущество»	69. *Улыбку человека невозможно объяснить действием отбора*, поскольку она возникает автоматически, как и реакция на боль. Такой взгляд согласуется с интерпретацией, основанной на автоэволюции функции	69. Улыбка появляется в возрасте примерно трех месяцев у всех детей, даже у слепых и слепо-глухих
70. Этика связана с абстрактным отбором	70. *Этика имеет физико-химическую основу*, подобно многим биологическим явлениям	70. К борьбе за справедливость и истину человека побуждают физические и химические стимулы, возникающие в его организме
71. Борьба за выживание поддерживает концепцию об аморальности мира	71. *Сотрудничество — непременный компонент, порождаемый процессами самосборки*	71. Недавние исследования поведения показывают, что животные сотрудничают в неменьшей мере, чем конкурируют
72. Допускается существование монстров; их возникновение объясняется случайными событиями в эволюции	72. *Монстров не существует.* Никто никогда не видел монстра. Сиамские близнецы или люди с добавочными пальцами появляются в результате приостановки трансформации или фиксации того или иного из ее промежуточных этапов	72. Насекомое, у которого на месте антенны появилась нога, нельзя считать монстром, потому что обе структуры одинаково упорядочены. Это трансформация того же типа, как и та, что привела к развитию у многоножек 96 ног вместо шести, имеющихся у насекомых
73. Неодарвинизм внес в биологию физические концепции XX в.	73. *Изменять следует не биологию, а физику.* Биология всегда приспосабливалась к результатам, полученным физикой, но нынешнее развитие науки требует, чтобы физика считалась с результатами, полученными биологией	73. Физике необходимо пересмотреть свои концепции случайности и возрастания энтропии

Дарвинизм и неодарвинизм	Автоэволюция	Краткая оценка догмы
74. Неодарвинизм всегда пытается приспособиться к новым результатам, создавая самые противоречивые типы отбора. Следовательно, он претендует на то, что в нем содержится объяснение всех эволюционных явлений и что, таким образом, не может появиться ни одна другая интерпретация, которая не была бы уже рассмотрена неодарвинизмом или учтена в нем	74. *Сейчас не может быть сформулирована настоящая теория биологической эволюции* ввиду отсутствия экспериментальных данных на физико-химическом уровне. Автоэволюционизм как таковой — теория не новая, но это интерпретация, коренным образом отличающаяся от неодарвинизма	74. Принципы, на которых основан автоэволюционизм, изложены в гл. 28. Автоэволюционизм — подход, несовместимый с догмами неодарвинизма
75. Неодарвинизму чужды проблемы происхождения упорядоченности, формы и функции	75. *Главный вывод, вытекающий из автоэволюционизма, состоит в том, что никакая упорядоченность, никакая форма или функция не возникает в природе и не исчезает*; они только трансформируются путем комбинирования	75. Имеющиеся в настоящее время данные подтверждают концепцию, согласно которой упорядоченность возникает только из упорядоченности, форма — из формы, а функция — из функции

Послесловие редактора перевода

Проблемы эволюции и книга А. Лима-де-Фариа

Книга известного шведского цитогенетика А. Лима-де-Фариа «Эволюция без отбора» при всей дискуссионности поднятых в ней проблем интересна своей оригинальностью и стремлением к более общему, можно сказать, философскому анализу эволюционной концепции. Такой подход, к сожалению, несвойствен большинству современных биологов, занимающихся эволюционной теорией, хотя последняя с самого момента своего появления носит скорее философский, нежели строго естественнонаучный характер.

Автор отстаивает идею глобального эволюционизма, т. е. рассматривает биологическую эволюцию как закономерное продолжение эволюции предбиологической, которая в определенной мере детерминирует, как бы направляет в нужное русло последующее историческое развитие живого. В этом плане постулаты автора перекликаются с идеями наших выдающихся ученых Л. С. Берга и В. И. Вернадского, а также с современными работами Янча, на которых автор не ссылается, что крайне огорчительно, хотя, возможно, ему просто не довелось ознакомиться с соответствующими трактатами. Нужно сказать, что вообще вопросы, касающиеся истории эволюционного учения, изложены в книге довольно поверхностно и порою небезошибочно. А между тем эволюционная идея сама по себе имеет очень древнюю историю: в разной форме мысли о последовательном появлении на Земле живых существ с постепенно усложняющейся организацией содержатся и в Книге Бытия, и в Ригведе, и в произведениях философов Древнего Китая и Греции.

Интересно, что уже в Книге Бытия эволюционная идея неявно выражена в триадной структуре, элементы которой поразительно перекликаются с некоторыми положениями современной генетики.

Действительно, развивающийся живой мир характеризуется в ней тремя особенностями.

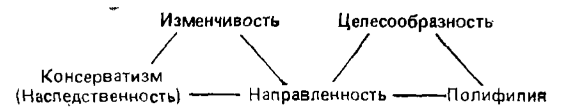
1. *Изменчивость*: «Я пройду сегодня по всему стаду овец твоих; отдели из него всякий скот с крапинами и пятнами, всякую скотину черную из овец, также с пятнами и крапинами из коз» (Бытие 30.32). Таким образом, отмечается тот факт, что в одном и том же стаде, т. е. в потомстве одних и тех же родителей, можно встретить разнообразное по внешнему облику потомство. Сравним: «Однако также общеизвестно, что потомство одной пары родителей никогда не бывает совершенно одинаково... Если мы будем сравнивать между собой большое количество особей данного вида, разновидности или породы, то отметим еще большее разнообразие. В этом и заключается знаменательный факт изменчивости организмов» (Натали В. Генетика).

2. *Консерватизм* (то, что позднее было обозначено как наследственность): «...да произведет земля душу живую по роду ее, и гадов, и зверей по роду их» (Бытие 1.24). В дальнейшем этот тезис развивается: «Не может дерево доброе приноснть плоды худые, ни дерево худое приносить плоды добрые» (от Матфея 7.18). «Итак по плодам их знаете их» (там же 7.20). Эта фраза звучит вполне в духе современной генетики: «Испытание качества потомства... помогает оценить генотип, а отсюда и племенную ценность животного» (Лернер И., Дональд X. Современные достижения в разведении животных).

3. *Направленное становление в ходе эволюции,* своеобразная *запрограммированность* филогении: «...да произведет вода пресмыкающихся» (Бытие 1.20), т. е. да возникнут из существ, обитающих в воде, существа, населяющие сушу, т. е. да произойдут в существах, обитающих в воде, не случайные, не любые, а такие *направленные, закономерные* изменения, которые позволят им выйти на сушу.

Принцип *направленности, запрограммированности* эволюционного процесса получил дальнейшее развитие в Трудах Аврелия Августина и Григория Нисского в IV—V вв. после Р. X. (см. Майоров Г. Г. Формирование средневековой философии.— М.: Мысль. 1979). Все вещи, согласно их учению, были созданы сразу, в едином вневременном акте, однако только в потенциальной форме, в форме «сперматнческих логосов» — семян, содержащих в себе скрытую энергию и, так сказать, программу будущего развития. Затем все это множество семян последовательно, каждое в свое время, естественным путем и без какого-либо дополнительного вмешательства развивается во все явления, которые составляли, составляют и будут составлять мир. Иными словами, наряду с направленностью развития предполагается и его полифилетический и целесообразный характер.

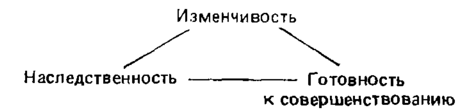
Таким образом, представления древней мудрости о закономерностях эволюции можно выразить в следующей составной триаде:



Однако после того как в естествознании был сформулирован принцип постоянства и неизменности видов животного и растительного мира, достигший высшей точки в системе Карла Линнея в XVIII в., эволюционные представления на некоторое время были преданы забвению. С возобновлением их разработки триадная структура в неотчетливой форме была воскрешена Ламарком, в отчетливой — Чарлзом Дарвином. В ходе дальнейшего развития эволюционного учения эта триадная структура в основном сохранялась, хотя содержание ее составных компонентов изменялось порою весьма существенно.

Истоком эволюционных триад Ламарка и Дарвина является отказ от понятия о виде как о стабильно организованной и неизменной группе организмов. При таком градуалистском подходе эволюция рассматривается как последовательная цепь мелких, незаметных уклонений от среднего, которые, накапливаясь, постепенно изменяют облик живого. И в этом Ламарк и Дарвин солидарны. Как же совершается эволюция, с помощью каких движущих сил и посредством каких процессов?

Сущность эволюционной теории как Ламарка, так и Дарвина в плане ответа на эти вопросы может быть выражена двумя триадами — *триадой движущих факторов эволюции* и *триадой закономерностей эволюционного процесса*. Триада движущих факторов эволюции у Ламарка имеет следующий вид:



Действительно, все животные и растительные организмы *изменчивы*: все они обнаруживают как бы непрерывный ряд вариаций. При этом крайние варианты связаны друг с другом через серию промежуточных форм, незаметно переходящих одна в другую. Характерная особенность представлений Ламарка заключается в том, что он не различал изменчивость модификационную, *не*наследственную, и мутационную, наследственную. Для него любое изменение наследственно и эволюционно значимо. Именно это допущение придает его концепции градуалистский смысл: подобно тому как вариации обнаруживают

непрерывный ряд, эволюционирующая последовательность организмов также образует непрерывный ряд, всякое подразделение которого на различные таксоны искусственно и может быть применено исключительно для удобства.

Ламарк, как впоследствии и Дарвин, отводил ведущую роль в формировании новых признаков внешней среде, ее изменениям; в ответ на эти изменения преобразуются и живые организмы, приспосабливающиеся к новым условиям жизни.

Согласно взглядам Ламарка, внешние воздействия часто непосредственно приводят к трансформации видов, что особенно наглядно проявляется у растений. До тех пор, пока водный лютик весь погружен в воду, его листья тонко вырезаны, с волосовидными долями. Когда стебли достигают поверхности воды, листья его, развиваясь теперь на воздухе, становятся округлыми и лопастными. В случае же, если побеги лютика прорастают на влажной почве, не затопленной водой, стебли его оказываются короткими, листья не разделяются на волосовидные доли; получается болотный лютик, который ботаники принимают за особый вид.

На развитие высших животных внешние условия обычно действуют косвенным образом, изменяя потребности обитающих в данной местности животных. Это в свою очередь приводит к изменению привычек, способствующих удовлетворению потребностей, что заставляет «упражнять» или не упражнять соответствующие органы. Те органы, которые упражняются, увеличиваются в размерах, а не упражняющиеся — уменьшаются, регрессируют. Приобретенные новые признаки передаются по наследству потомству, которое, следовательно, продолжает развиваться в том же направлении.

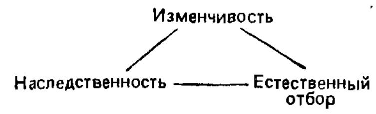
Таким образом, *наследственность* у Ламарка сводится к наследованию благоприобретенных признаков, что с необходимостью вытекает из отождествления модификационной и мутационной изменчивости. Та или иная реакция организма на изменение внешних условий, результаты упражнения или *не*упражнения соответствующего органа — все это передается потомству, постепенно накапливаясь и вызывая тем самым усиленное развитие или, наоборот, деградацию данного признака.

С этих позиций очень легко, например, объяснить происхождение инстинктов. Действительно, если имеет место наследование благоприобретенных признаков, то инстинкт как совокупность серии безусловно-рефлекторных реакций может возникнуть в результате выработки этих реакций в качестве условно-рефлекторных с последующим их наследованием и преобразованием в цепь безусловно-рефлекторную.

Ламарк, однако, чувствовал, что в предложенной схеме чего-то недостает — что-то должно заставлять реакцию на внеш-

ний стимул наследственно закрепляться во внутренней организации живой системы, так чтобы эта организация могла не только изменяться, но и повышать свой уровень, *усложняться.* И Ламарк нашел оригинальный выход — живое как система содержит внутренне присущую ей *способность совершенствовать свою организацию,* она постоянно «готова» к этому совершенствованию. В таком случае наблюдающееся в ходе эволюции постепенное усложнение организмов и их органов обусловливается взаимодействием внешних импульсов и внутреннего устремления к совершенствованию. В этом пункте своего учения Ламарк объясняет различные пути и своеобразную направленность эволюционного процесса (например, последовательное совершенствование структуры глаз или увеличение размеров роговых образований в различных эволюционных рядах) внутренними механизмами, заложенными в самой живой системе. Приспособленность к изменяющимся условиям внешней среды создается, следовательно, прямым путем, на основе такой направленности.

Обратимся теперь к *триаде Дарвина*; она имеет следующий вид:



Позиция Дарвина в вопросе об *изменчивости* в основном сходна со взглядами Ламарка. Для него, как и для Ламарка, в сущности нет различий между модификационной и мутационной изменчивостью в том смысле, что любая вариация наследуется. И все же Дарвин выделял так называемую «определенную» изменчивость, однообразную, адекватную изменениям среды, и изменчивость «неопределенную», когда среди выращиваемых в одних и тех же условиях и получающих одинаковые питательные вещества животных или растений появляется вдруг особь с резким отклонением в своей организации. Однако с его точки зрения оба вида изменчивости эволюционно значимы: «Передача признаков по наследству есть правило, а отсутствие ее — аномалия» («Происхождение видов»).

При такой сходной с ламаркистской трактовкой изменчивости Дарвин, как и Ламарк, фактически сводил наследственность к наследованию благоприобретенных признаков. Но в отличие от Ламарка Дарвин допускал, что различные признаки вовсе необязательно варьируют адекватно воздействиям среды, а могут случайно изменяться в разных направлениях. Однако если эти изменения не соответствуют условиям существования, то организмы погибают. «Подходящие» изменения обес-

печивают их выживание и процветание. Идет, таким образом, борьба организмов за существование, естественный отбор на приспособленность к условиям внешней среды. Вид, возникший из первоначального ряда, расщепляется на несколько новых разновидностей в силу существующей изменчивости; особи, наиболее сходные по строению и образу жизни, конкурнруют между собой в наибольшей степени (общая пища, общие враги). У них, следовательно, больше шансов погибнуть, в то время как далеко отстоящие по своим признакам разновидности данного вида, у которых эта борьба ослабевает, имеют больше шансов выжить. Особенно сходные вымирают, особенно разные выживают. Так возникает расхождение, *дивергенция* признаков — один из основных принципов эволюции по Дарвину. Природа «отбирает» то, что ей годится, и отбрасывает то, что не годится.

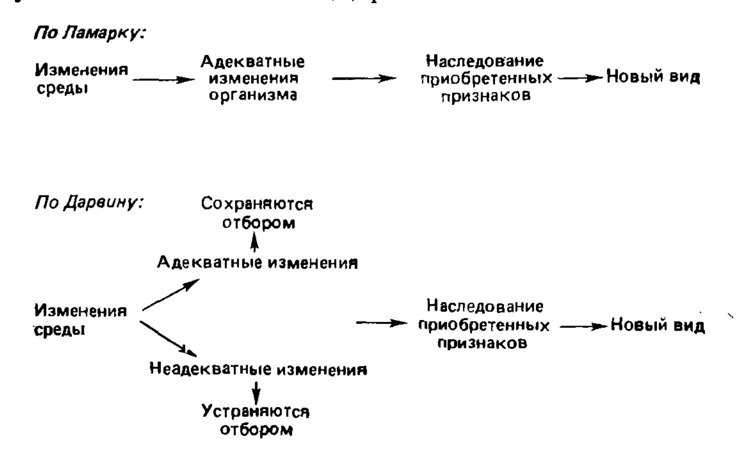
Приспособленность создается, следовательно, не прямым способом, а при посредстве естественного отбора. При этом существенную роль играет также плодовитость живого существа и его способности «выхаживать» потомство (если необходимо). *Направленность* развития организмов определяется, следовательно, не внутренней организацией живой системы, не ее готовностью к совершенствованию, а действием *естественного отбора.* Именно естественный отбор, отбрасывая отклонения, как бы «канализирует» развитие в определенном направлении, обеспечивая лучшую приспособленность через совершенствование организации.

Приспособленность, однако, может возникать и в результате прямых воздействий среды, как у Ламарка: «Если бы одну тысячу голубей содержали в жаркой стране, а другую тысячу — в холодной и кормили бы их разной пищей, содержали в птичниках разного размера и поддерживали это число постоянным путем случайного умерщвления (не путем отбора по тому или иному признаку. Л. К.), то я считал бы вероятным, что через 10 000 лет обе стаи будут слегка различаться размерами тела, окраской и, может быть, другими незначительнымн способностями: это я назвал бы прямым воздействием физических условий» (Дарвин Ч. Избранные письма. — М.: ИЛ, 1950, с. 163).

Дарвин не исключает также роли в эволюции упражнения и неупражнения органов, постулированной Ламарком. Он пишет: «Если, например, палец взрослого животного употреблялся все менее и менее в течение нескольких поколений, в зависимости от некоторого изменения в образе жизни, или если орган или железа функционировали все менее и менее, можно ожидать, что они уменьшаются в размере у взрослых потомков этого животного... Возникновение молочных желез у млекопи-

тающих объясняется... отчасти в зависимости от роста, отчасти как результат употребления или под влиянием естественного отбора» («Происхождение видов»). Однако Дарвин считает, что одного упражнения мало. Лягушка не станет зеленой посредством упражнений, бабочка не станет похожей на лист, возле которого ютится. Между внешними условиями и организмом, реагирующим на них, должны существовать еще и дополнительные отношения, кроме постулированных Ламарком. Таким отношением является *естественный отбор*.

Отбираются и передаются по наследству мелкие изменения, как возникающие случайно, так и приобретенные в результате адекватной реакции на внешние воздействия или усиленного употребления. Следовательно, по Дарвину, как и по Ламарку, новые виды возникают в результате постепенного накопления мелких изменений, так что предложенная Ламарком схема усложнена в концепции Дарвина:



Классический пример, с помощью которого иллюстрируют различия между дарвинизмом и ламаркизмом, — происхождение длинной шеи у жирафа (голова его возвышается над землей на 5—6 метров). По Ламарку жирафы произошли от предков с короткой шеей. Удлинилась же шея потому, что эти предки обитали в тех местах, где почва всегда была сухой и лишенной травы, так что животным приходилось выщипывать листву с деревьев и постоянно затрачивать усилия на то, чтобы дотянуться до нее. В процессе такого упражнения шея вытягивалась все больше и больше. Эти последовательные «удлинения» передавались по наследству, так что в конце концов и возникли современные жирафы.

По Дарвину события, «породившие» жирафа, протекали следующим образом. Предшественники жирафа бродили в по-

исках пищи, длина шеи у них была разная в силу случайных вариаций, при этом самые высокие особи с большой вероятностью выживали во время засухи. Передаваемое по наследству удлинение шеи поддерживалось и естественным отбором, что привело постепенно к появлению современных животных.

Различия с объяснением Ламарка не столь велики, как кажется на первый взгляд. Действительно, если длина шеи — выгодное качество, то животные, усиленно вытягивавшие ее в попытке «достать» пищу и вследствие постоянного упражнения понемножку удлинявшие ее, «отбирались» и сохранялись. Объяснение Дарвина не исключает, таким образом, объяснение Ламарка. Добавляется, правда, представление о естественном отборе, но такая «добавка» не противоречит общим установкам Ламарка, у которого идея отбора, что называется, уже назревала. И действительно, естественный отбор, борьба за существование, «готовность организма бороться» можно, по крайней мере отчасти, приравнять к ламарковской «внутренней нужде в самосовершенствовании». А обращение Ламарка к одомашниванию животных как своеобразному повторению того процесса видообразования, который идет в природе, свидетельствует о том, что он был близок к идее естественного отбора.

Что же касается объяснения механизмов эволюции на примере удлинения шеи жирафа, то его нельзя признать исчерпывающим ни в интерпретации Ламарка, ни в интерпретации Дарвина. Вопрос далеко не так прост, как пытаются представить оба исследователя. Если обратиться к тем реальным фактам, которыми располагает наука, то окажется, что предки жирафа с «исходно» короткой шеей до снх пор не найдены. Древние формы — предшественники жирафа уже обладали достаточно длинной шеей. Но откуда берет начало столь фантастическое удлинение? Вот это-то как раз твердо не установлено. Предложенные объяснения остаются гипотетическими.

Самое же существенное заключается в том, что классический дарвинизм без принятия ламаркистского принципа наследования приобретенных признаков не в силах объяснить эволюционный процесс. Это вынужден был признать и сам Дарвин. В 6-м издании «Происхождения видов» он сделал такую вставку: «Виды изменялись главным образом благодаря естественному отбору многочисленных последовательных слабых благоприятных вариаций. Способствовало этому унаследование результатов употребления и неупотребления органов». Еще более определенно высказался он в письме к Морицу Вагнеру от 13 октября 1876 г.: «По моему мнению, я сделал одну большую ошибку в том, что не признал достаточного влияния прямого воздействия окружающего, т. е. пищи, климата и пр., *не-*

зависимо от естественного отбора...» (курсив мой. — *Л. К.*). Наконец, в письме Дарвина к Неймайру от 9 марта 1877 г. его ламаркистские тенденции выражены особенно отчетливо: «Теперь не может быть сомнения в том, что виды могут сильно изменяться под непосредственным воздействием окружающей среды. В какой-то степени извинительно, что я ранее не подчеркивал этого в «Происхождении видов», поскольку наиболее яркие примеры были замечены уже после опубликования книги». Естественно, что подобные высказывания свидетельствуют о неуверенности Дарвина в достаточной обоснованности концепции естественного отбора, прозвучавшей еще в письме к Бентаму от 22 мая 1863 г.: «В самом деле вера в естественный отбор принуждена в настоящее время опираться на общие соображения... Переходя к отдельным случаям, мы можем доказать, что ни один вид не изменился (т. е. мы не можем доказать, что хотя бы один вид изменился), также мы не можем доказать, что предположенные изменения были полезны, что ведь составляет основу теории».

Вообще следует заметить, что *закономерности эволюционного процесса* выявляются в ходе анализа трех проблем: 1. Как возникает многообразие живого — из одного источника (монофилия) или из многих (полифилия)? 2. Каков характер возникновения этого многообразия — складывается ли оно медленно и постепенно (градуалистская концепция) или внезапно и быстро (сальтационная концепция)? 3. Имеют ли эволюционные события случайный, ненаправленный, нецелесообразный характер (тихогенез) или они идут направленно, к определенной цели (номогенез)?

Ответы Ламарка и Дарвина на первые два вопроса идентичны. Достаточно взглянуть на таблицу Ламарка в его труде «Философия зоологии», объясняющую происхождение разных животных, чтобы убедиться в его приверженности идеям монофилетизма и дивергентному принципу эволюции.

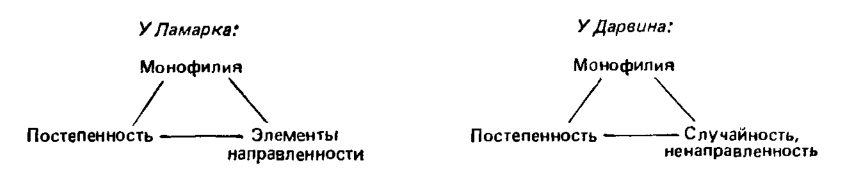
С идеей монофилии тесно связана у Ламарка и Дарвина гипотеза о постепенном, медленном, градуальном характере эволюции, о котором мы уже говорили достаточно много.

Но вот в третьем пункте у них имеются определенные, хотя, на мой взгляд, не такие уж существенные расхождения. В отличие от Ламарка Дарвин допускает участие в эволюции случайных изменений и тем самым отвергает телеологический принцип. Эволюция по Дарвину — ненаправленна, ее ход непредсказуем. Естественный отбор может произвести такие формы, о возможности существования которых мы и не догадываемся и появление которых не можем предвидеть.

У Ламарка организм заранее нацелен на совершенствование и, следовательно, ведет себя более активно, чем у Дарви-

на. Он — не глина, из которой Природа лепит с помощью естественного отбора любые формы, лишь бы они были приспособлены к данным условиям среды, но представляют собой нечто обладающее собственной внутренней «силой», позволяющей ему самому выбирать путь приспособления на основе присущего ему внутреннего потенциала. Поскольку этот потенциал не безграничен и допускает движение только в каких-то ограниченных пределах, эволюция по Ламарку в известной степени телеологична.

Тринады Ламарка и Дарвина, касающиеся закономерностей эволюционного процесса, будут, следовательно, выглядеть следующим образом:



Это, пожалуй, одно из важных отличий теории Дарвина от ламаркистской, но все же в целом, как мне кажется, можно согласиться со словами выдающегося физиолога прошлого века Флуранса: «...факт, что Ламарк — отец Дарвина. Он положил начало системе. Все идеи Ламарка в сущности те же, что у Дарвина». И все же Ламарк не был признан современниками, а Дарвину суждено было дожить до величайшего триумфа его идей. В чем же дело? Мне вспоминается в связи с этим одно из стихотворений в прозе И. С. Тургенева. В период упадка поэтических искусств явился вдруг поэт и прочитал свое произведение, но его отвергли с гневом и возмущением, потому что не были готовы к его появлению. Но когда эту бурю всеобщего гнева прервал другой поэт и прочитал то же самое стихотворение, то был с восторгом принят той же толпой, поскольку его уже ждали. Не то ли и с концепциями Ламарка и Дарвина?

Итак, на начальных этапах развития эволюционной теории ламаркизм и дарвинизм не противостояли друг другу, противостояние их возникло позднее. Но им обоим противостояла генетика в ранний период своего становления.

Генетик Иоганнсен писал в начале нашего века: «Прежде всего совершенно ясно, что генетика вполне устранила основу дарвиновской теории подбора..., которая не находит себе никакой поддержки в генетике. Совершенно так же обстоит дело с гипотезами, которые оперируют с «наследственными приспособлениями», «наследованием приобретенных свойств» и тому подобными идеями, примыкающими к воззрениям Ламарка». Со-

гласно Л. Кено, «мы сейчас далеки от примитивных объяснений Ламарка и Дарвина». А вот мнение основоположника современной генетики Т. Моргана: «...естественный отбор не играет созидающей роли в эволюции». Еще раньше категорически отверг дарвинизм Грегор Мендель.

Что же заставило генетиков на заре становления их науки занять столь отрицательную позицию по отношению к дарвинизму и ламаркизму? Прежде всего те открытия, которые были сделаны в это время и вошли в генетику в качестве основополагающих ее постулатов.

Во-первых, генетики выделили два типа изменчивости — *модификационную, не*наследственную, и *мутационную,* наследственную. По наследству передаются только те признаки, которые появляются в результате изменений в генетическом материале, т. е. в результате мутаций; те же признаки, которые обусловлены воздействием изменяющихся условий внешней среды, потомству не передаются. Это — модификации, флуктуации. Иоганнсен, проводивший опыты с фасолью и отбиравший семена, отличавшиеся по тем или иным признакам (в частности, по весу), установил, что не всякая вариация наследуется. Естественно, встал вопрос, что представляет собой исходный материал в отношении наследственности? Однородны ли семена, из которых производился отбор, по этому показателю? Автор пришел к выводу, что во всех случаях, когда работа проводится с неотобранным исходным материалом или популяцией, такая популяция генетически неоднородна и представляет собой смесь различных наследственных линий. Как была обнаружена эта генотипическая неоднородность? Определяли вариацию семян фасоли по весу, затем выбирали семя с тем или иным весом и, вырастив из него растение, получали следующее поколение семян путем самоопыления этого растения. Тем самым избегали смешения наследственных особенностей различных семян и получали потомство, достаточно однородное по наследственным свойствам — потомство, принадлежащее, как говорят, к одному генотипу. Это была так называемая чистая линия, все особи которой представляют потомство одной самоопыленной особи. Среди семян такой чистой линии, хотя она и однородна по своим наследственным свойствам, также будут наблюдаться вариации по весу, однако они не будут наследоваться.

Отсюда следует *второй* чрезвычайно важный вывод, в корне меняющий существовавшие ранее взгляды и вошедший в число фундаментальных положений генетики: «Главным результатом моей маленькой работы,— писал Иоганнсен,— является то, что я считаю селекцию флуктуаций совершенно безрезультатной».

Из этих двух заключений можно логически вывести и *третье — благоприобретенные признаки не наследуются.* Бесчисленные попытки доказать возможность наследования таких признаков потерпели полный крах. Работы Штандфуса, Гаррисона, Тоуэра, Каммерера, Пржибрама, Дюркена в 20-е гг., Лысенко с сотрудниками в 30—50 гг., посвященные адекватному преобразованию наследственности с помощью воспитания в различных условиях внешней среды, были экспериментально опровергнуты. В них была допущена одна и та же ошибка — игнорирование открытия Иоганнсена и использование не чистых линий, а неоднородного в генетическом отношении материала.

Были отвергнуты и недавние попытки американских иммунологов Горчинского и Стила показать возможность передачи по наследству некоторых приобретенных иммунологических признаков (см. Nature, 1981, v. 259, p. 678—681; v. 290, p. 508—512).

Таким образом, с оформлением генетики как науки отрицание наследования приобретенных признаков было строго экспериментально обосновано и практически общепринято.

А между тем учение о наследовании приобретенных признаков составляет теоретическую основу представлений Дарвина о механизмах наследственности, которые он в отличие от Ламарка рискнул изложить. Суть их (гипотеза пангенезиса) заключается в следующем. Половые клетки, из которых развивается новый организм, образуются в результате жизнедеятельности материнского организма. При этом от каждой части тела, от каждой соматической клетки отделяются специальные частички — геммулы, которые переносятся в половые клетки. Поэтому в половой клетке представлены все особенности тела данного организма. Изменения того или иного органа под влиянием внешних стимулов немедленно отражаются на геммулах и через них на половых клетках. «Каждая единица тела, — писал Дарвин, — отделяет от себя свободные геммулы, которые распределены во всей системе и при соответствующих условиях способны развиваться в такие же единицы... При вариациях, вызванных прямым действием изменившихся условий, новые условия прямо влияют на некоторые части тела и, следовательно, эти части отделяют от себя измененные геммулы, которые передаются потомству». Ясно, что такая точка зрения не выдерживала критики, а потому совершенно не устраивала зарождавшуюся генетику. Между тем гипотеза пангенезиса составляет неотъемлемую и существенную часть дарвинизма, о чем теперь забывают. Генетики создали прямо противоположную концепцию наследственности, в самых общих чертах сформулированную еще Августом Вейсманом, одним из крупнейших

биологов XX в. Им была проведена резкая грань между сомой, телом, совокупностью клеток, тканей и органов и клетками зародышевого пути, содержащими зародышевую плазму. В ядрах половых клеток в специализированных структурах, хромосомах, собраны гены — носители наследственности, которые передаются из поколения в поколение. Какого-либо переноса частиц от соматических элементов к половым не существует. Таким образом, материальные основы наследственной и *не*наследственной изменчивости, общие в теориях Дарвина и Ламарка, были в генетике разделены. Наследственны только те изменения, которые происходят в зародышевой плазме — в генах. Изменения, происходящие в соме, ненаследственны. Это — флуктуации, модификации.

Четвертое важное для судеб эволюционного учения положение генетики было разработано голландским биологом Гуго де Фризом и русским ботаником С. И. Коржинским.

На основании своих опытов де Фриз сформулировал следующие законы.

1. Новые элементарные виды возникают внезапно, без переходов.

2. Новые формы являются ответвлениями главного ствола.

3. Новые элементарные виды по большей части вполне постоянны с самого начала своего возникновения.

4. Некоторые из новых форм являются настоящими элементарными видами, тогда как другие носят характер ретрогрессивных разновидностей.

5. Эти новые формы обычно представлены большим числом особей.

6. Мутационная изменчивость не связана непосредственно с флуктуациями и независима от нее.

7. Мутации происходят почти во всех возможных направлениях.

8. Способность к мутациям наступает периодически.

Сходные с де Фризом мысли высказал профессор ботаники Томского университета С. И. Коржинский. С его точки зрения, в вопросе о происхождении садовых растений Дарвин исходил из неверного понимания фактов. В этом случае новые разновидности возникли путем внезапных отклонений от исходных форм. Это явление он называл *гетерогенезисом*. В работе Коржинского приведены многочисленные примеры внезапного появления новых форм: антоновские и мошановские овцы, безрогие быки, черноплечие павлины, особый вид чистотела, земляника с цельными листьями и др.

Свои взгляды Коржинский противопоставлял дарвинистским: сущность гетерогенезиса состоит в том, «что среди потомства, происходящего от нормальных представителей какого-

нибудь вида или расы и развивающегося при одних и тех же условиях, неожиданно появляются отдельные индивидуумы, более или менее уклоняющиеся от остальных и от родителей. Эти уклонения иногда бывают довольно значительны и выражаются целым рядом признаков, чаще же ограничиваются немногими или даже одним каким-нибудь отличием. Но замечательно, что эти признаки обладают большим постоянством и неизменно передаются по наследству из поколения в поколение. Таким образом, сразу возникает особая раса, столь же прочная и постоянная, как и те, которые существуют с незапамятных времен».

Идея прерывистого происхождения видов выдвинута также английским зоологом Бэтсоном в книге «Материалы для изучения изменчивости, особенно с точки зрения прерывистости и происхождения видов». Он показал, что коль скоро речь идет о таких наследственных вариациях, как увеличение числа позвонков, пальцев, зубов и т. п., приходится констатировать внезапность, прерывистость их возникновения, без всяких переходов. Отсюда Бэтсон делает вывод, что «прерывистость видов происходит из-за прерывистости изменений». Соотечественник де Фриза Лотси в 1910—1912 гг. выдвинул еще более смелую мысль, что гены, наследственные зачатки всех живых существ, столь же постоянны, как химические элементы. Все эволюционные изменения организмов в течение длинного ряда веков обусловлены гибридизацией уже существующих видов, так что создаются новые комбинации предсуществующих наследственных зачатков. Концепция Бэтсона может рассматриваться как близкая эволюционным представлениям Отцов Церкви. В этом случае в качестве изначальных элементов выступают не многочисленные готовые и неизменные виды животных и растений, но различные наследственные зачатки, гены, которые сами по себе не изменяются, но способны комбинироваться в самых разных сочетаниях, а на основе этих комбинаций формируется многообразие видов.

Следовательно, могут возникать по существу постоянные «виды», размножающиеся без расщепления и с эволюционной точки зрения сравнимые с генетически чистыми видами, но могущие быть в высокой степени гетерозиготными. В результате происходящих время от времени хромосомных мутаций иногда такая форма может расщепиться и дать начало новым организмам.

Генетический подход к анализу взаимоотношений между животными и растениями, принадлежащими к разным таксономическим единицам, привел, *в-пятых,* к восстановлению прежнего представления о видах. Они вновь были признаны не удобной выдумкой биологов, а реальными сущностями, имею-

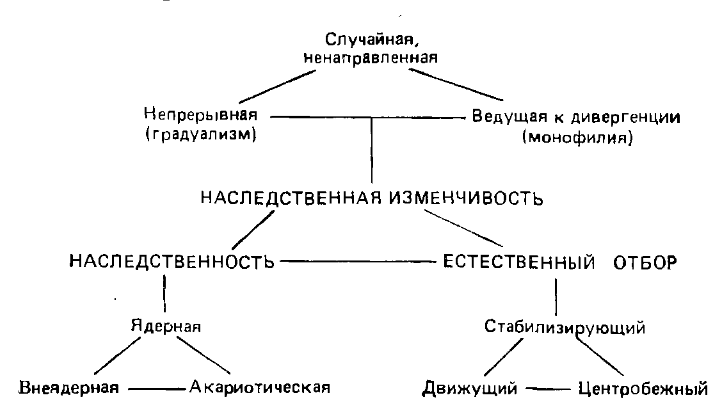
щими достаточно четкие границы и характеризующимися уникальным набором морфологических и физиологических признаков. Как заметил С. И. Метальников в своей книге «Проблема бессмертия и омоложения в современной биологии»: «Вид представляет в сущности такое же реальное существо, как и индивидуум. Можно сказать, что вид более реален, чем индивидуум, так как индивидуум имеет только временное и краткосрочное существование, вид же существует постоянно в течение веков. Вид представляет в сущности индивидуальность высшего порядка, в котором отдельные особи, составляющие тело этой индивидуальности, находятся в постоянном общении благодаря половому процессу».

Ясно, что во взглядах родоначальников генетики на движущие факторы эволюционного процесса, в особенности на изменчивость и наследственность, просматриваются разногласия с Ламарком и Дарвином.

Ламарк, Дарвин	*Генетика*
Изменчивость	
Любая вариация, вызванная воздействием внешней среды, наследуется, и, таким образом, наследственная и ненаследственная изменчивости не разделяются. Источники любой изменчивости — внешняя среда, ее изменения	Наследственная и ненаследственная изменчивости разделяются. Наследуются только те изменения, которые обусловлены мутациями генов. Изменения, вызванные влияниями внешней среды, не наследуются и относятся к модификациям (флуктуациям). Влияние внешней среды определяет только модификационную изменчивость. Источник наследственной изменчивости — мутации
Наследственность	
Наследственность сводится к наследованию благоприобретенных признаков. Любые изменения тела передаются в половые клетки и фиксируются в них, отражаясь адекватно на потомстве	Наследование благоприобретенных признаков отрицается. Наследственность зависит от особых материальных структур — хромосом и локализованных в них генов. Изменения тела не передаются в половые клетки и не могут вызвать адекватных изменений в наследственных зачатках

В 30—50-е гг. в трудах Добржанского, Симпсона, Майра, Дж. Гексли и других создателей синтетической теории эволюции (СТЭ) наметилась попытка примирить генетику с дарвинизмом. В СТЭ авторы стремились обобщить все накопленные генетикой факты и в приложении их к эволюционному учению «объединить» с дарвинизмом. Этому в значительной степени

способствовало успешное развитие популяционной генетики, на основе которой возникла и генетика эволюционная. В самой общей форме постулаты СТЭ могут быть выражены следующей разветвленной триадой:



Из этой схемы следует, что СТЭ нельзя отказать в логической стройности и последовательности при проведении в жизнь единой концепции. Действительно:

1. Из постулированных в СТЭ особенностей наследственной изменчивости (которая на основе достижений генетики одна признается имеющей эволюционное значение) легко выводится классическая дарвинистская триада закономерностей эволюции (ненаправленность, градуализм, монофилия). Наследственная изменчивость в СТЭ выступает как совокупность случайных, ненаправленных мутаций, и именно их постепенное накопление служит основой эволюционного процесса. Следовательно, эволюция сама по себе не направлена. Она постепенна, градуальна, ибо осуществляется по мере накопления случайных мутаций. Эта аккумуляция постепенно изолирует одну группу организмов от другой. Так зарождаются новые виды, и в СТЭ реализуется, таким образом, очень близкая к классической дарвинистской модель эволюционного процесса с той лишь разницей, что единицей эволюционного события является не особь, как у Дарвина, а совокупность особей — *популяция*. Это не изменяет, однако, сути еще одного положения, вытекающего из такой модели, а именно — тезиса о монофилетическом характере эволюции: «Все живое из одного корня».

2. Понимание *наследственности* в СТЭ соответствует положениям классической генетики, а следовательно, по сути своей противоречит взглядам как Ламарка, так и Дарвина, поскольку категорически отвергает наследование приобретенных признаков, признание которого составляет, как мы видели, суть пред-

ставлений о наследственности Дарвина и Ламарка. Конечно, их понимание данного феномена было ограничено историческими рамками, но это не меняет дела.

Понятие о наследственности в СТЭ углубляется и выступает в триаде типов этого явления.

1. *Ядерная* наследственность, связанная с распределением носителей наследственности — генов, локализованных в хромосомах.

2. *Внеядерная* наследственность (экстрануклеарная, экстрахромосомная), при которой наследование управляется не ядром, а ДНК неких специфических цитоплазматических органелл (митохондрий, пластид и т. д.).

3. *Акариотическая* наследственность. Этот тип наследственности свойствен прокариотам — вирусам и бактериям.

Наконец, понятие о естественном отборе трансформируется в триаду его форм.

1. *Стабилизирующая* форма, когда в популяции животных или растительных организмов выживают те, которые обладают «средним», преобладающим фенотипом, и элиминируются особи, отклоняющиеся от нормы. Эта форма естественного отбора «охраняет» постоянство фенотипа определенной группы особей, имеет консервативный характер.

2. *Движущая форма,* когда выживают организмы, отклоняющиеся от нормы, а нормальные вымирают. Эта форма отбора лежит в основе видообразующих событий.

3. *Центробежная* форма, промежуточная, когда увеличивается степень изменчивости организмов, возрастает вариабельность их признаков и тем самым как бы подготавливается почва для действия движущего отбора.

Совершенно очевидно, что наделение естественного отбора триадичностью структуры придает ему свойство антиномичности в отношении эффекта действия:

видоохранительный эффект ↔ видообразующий эффект

Ясно также, что такое «структурирование» естественного отбора представляет собой остроумную попытку снять противоречия между представлениями о консервативной его роли (Эдвард Блит, Л. С. Берг и др.) и о видообразующем его значении (дарвинисты).

В работах С. С. Четверикова (1926 г.) и Э. Майра (1974 г.) обнаруживается еще один путь к устранению этого противоречия — дополнение видообразующей роли естественного отбора соответствующим эффектом *географической изоляции.* Вот как выглядят разные точки зрения ведущих представителей СТЭ по этому поводу.

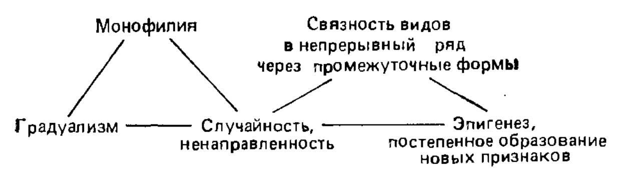
«Естественный отбор в отличие от мутационного процесса является единственным направляющим фактором динамики генетического состава популяций» (Тимофеев-Ресовский Н. В. и др. Очерк учения о популяциях)

«Истинным источником видообразования, истинной причиной происхождения видов является не отбор, а изоляция» (Четвериков С. С. Некоторые моменты эволюционного процесса)

«Изоляция, конечно, не создает новых генотипов... Изоляцию нельзя считать, несмотря на длительность ее действия, направляющим фактором эволюции (Тимофеев-Ресовский Н. В. и др. Краткий очерк теории эволюции)

«...бесчисленные аспекты географической изменчивости вида и характера распространения, а также наличие полувидов доказывают широкое распространение географического видообразования» (Майр Э. Популяция, виды и эволюция)

В понимании закономерностей эволюционного процесса СТЭ в общем вполне согласовывалась с ортодоксальным дарвинизмом, и составная триада, характеризующая отношение ее сторонников к данной проблеме, может быть выражена следующим образом:

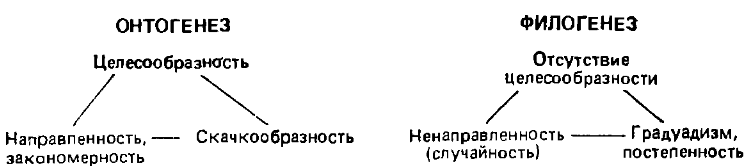


Нельзя, однако, сказать, что предложенная триада, несмотря на ее популярность и распространенность, является общепринятой. Сложность, а порою и принципиальная невозможность проверки различных эволюционных гипотез допускает существование на паритетных началах нескольких альтернативных моделей эволюции, если они удовлетворительно описывают основные факты, относящиеся к процессу изменения живых форм в историческом развитии. На мой взгляд, основным логическим недостатком СТЭ является определенный разрыв в ней онто- и филогенеза. Действительно, какова триадическая структура закономерностей онтогенеза? По-видимому, такова: ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТЬ, НАПРАВЛЕННОСТЬ (Закономерность) и КВАНТОВАННОСТЬ. Всякое индивидуальное развитие *целесообразно,* ибо события онтогенеза определенным образом организованы и направлены к достижению конкретной цели — формированию организма с однозначным фенотипом,

отклоняющимся от некоего идеального образца в рамках, допускаемых пределами нормы реакции. Этот образец записан в генетической структуре половой клетки, будучи лабильно преформированным. Лабильность преформации не безгранична, но ограничена нормой реакции, которая в свою очередь задана генотипом. Рамки нормы реакции в пределах реализации данного плана развития не могут быть сдвинуты никакими эндо- или экзогенными факторами. Они могут изменяться только в результате мутаций, которые задают новую норму реакции, трансформируя в различной степени тот эйдос, к реализации которого стремится развивающаяся система.

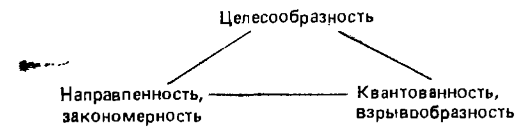
Всякое индивидуальное развитие также и *закономерно*. Оно заключается в строго последовательном и направленном развертывании генетической программы в ряды молекулярных и формообразовательных событий, реализующих данный конкретный записанный в генотипе план развития. Отклонение от закономерной реализации этого плана вызывает аномалии развития, которые могут привести к уродствам или летальному исходу.

Всякое индивидуальное развитие *скачкообразно, квантованно*. Оно не есть некий монотонный постепенный процесс, но осуществляется как чередование быстрых качественных преобразований развивающейся системы (которые регистрируются как критические периоды развития с установлением нового уровня гетерогенизации системы) и медленных количественных изменений (которые регистрируются как относительно «спокойные», проявляющиеся в основном в росте, увеличении массы, количества клеток и т. д.). В такой трактовке триада онтогенеза будет выглядеть противоположной филогенетической триаде СТЭ:



Однако как индивидуальное, так и историческое развитие осуществляются на основе фундаментальных преобразований единой субстанции — ДНК. Поэтому едва ли реально мыслить развертывание заключенной в ДНК наследственной информации принципиально разным способом в случае онто- и филогенеза. Тем не менее допущение этих различий является в настоящее время общепринятым. Действительно, предполагается, что филогенез протекает на основе ненаправленных процессов и основывается на постепенном медленном накоплении случайных мелких мутационных изменений. Однако, допуская единст-

во индивидуального и исторического развития, единство принципа, лежащего в основе того и другого, логичнее распространить экспериментально выявленные и точно доказанные особенности индивидуального развития на оценку особенностей исторического развития, которые сами по себе не поддаются, как правило, строгой и точной экспериментальной проверке, а потому формулируются как в высшей степени предположительные, нередко подогнанные под ту или иную гипотезу. Экстраполяция точных данных биологии развития на филогенетику позволяет выдвинуть постулат, согласно которому историческое развитие также проявляется через триаду особенностей:



Эта триада нашла отражение в эволюционных построениях Л. С. Берга, А. Б. Ивановского, М. Д. Голубовского, отчасти Ю. П. Алтухова и др., которые, хотя и отличаются от наиболее распространенных, но выглядят вполне логичными.

В связи с этим следует отметить, что биогенетический закон, который обычно рассматривают как иллюстрацию единства индивидуального и исторического развития, в действительности не вполне подходит для этой цели. В классическом его варианте этот закон был подвергнут довольно основательной критике еще основоположниками генетики, а также многими эмбриологами и зоологами. Формулировка его многократно изменялась и у разных авторов выглядела по-разному. Собственно, в настоящее время лишь у нас он принимается всерьез, в то время как среди западных биологов не так уж много его сторонников. В частности, весьма критично отношение к этому закону авторов очень хорошей обзорной книги, касающейся проблем взаимоотношений онто- и филогенеза «Эмбрионы, гены и эволюция» Т. Рэффа и Т. Кофмена (пер. с англ. — М.: Мир, 1986): «...роковые слабости биогенетического закона заключались в его зависимости от ламарковской теории наследственности... Вторичное открытие и развитие менделевской генетики на рубеже двух столетий покажет, что в сущности биогенетический закон — это всего лишь иллюзия» (с. 29—30). «Последний удар биогенетическому закону был нанесен тогда, когда стало ясно, что морфологические и морфогенетические адаптации имеют важное значение не только для взрослого организма, но и для всех стадий его онтогенеза» (с. 31).

У нас в стране развернутую критику биогенетического закона дал С. Г. Крыжановский («Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития». В кн.: Памяти акаде-

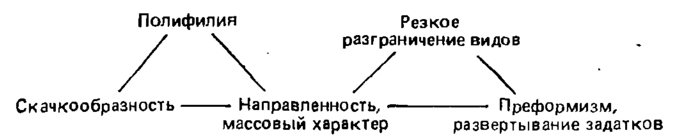
мика А. Н. Северцева. М.—Л. Изд-во АН СССР. 1939, с. 281—366). Многие его замечания не утратили актуальности. В целом же следует отметить, что положения биогенетического закона, независимо от того, в какой модификации он принимается, не имеют достаточно сильного фактического обоснования. А именно, не может быть строго и точно подтвержден тезис, что сходство онтогенезов А и В отражает эволюционное родство соответствующих организмов. Точно так же из большего сходства онтогенезов А и В, чем онтогенезов В и С, вовсе не следует, что В и С разошлись в эволюционном развитии раньше, чем А и В. Сходство онтогенезов А и В отражает тот и только тот факт, что они осуществляются на основе формул, которые принято обозначать как равносильные. Равносильность же формул отнюдь не означает их идентичности или родственности; она говорит лишь об идентичности выходных значений истинности. Развитие на основе равносильности формул, определяющих течение морфогенетических процессов, очевидно, лежит в основе принципа конвергенции признаков и определяет сходство планов развития, которые как таковые не имеют никакого отношения к филогенетическому родству соответствующих организмов. Дивергенция онтогенезов определяется в таком случае заменой знака в формуле, детерминирующей акт развития, или таким ее (их) преобразованием, которое нарушает отношение равносильности.

Итак, триада СТЭ не является единственно возможной триадой эволюционного учения. Из представлений, выраженных в триадах иного содержания, следует отметить концепцию *номогенеза* Л. С. Берга (Избранные труды. — М.: Наука, 1977), постулаты которой альтернативны дарвинистским.

По Ч. Дарвину	*По Л. С. Бергу*
1. Организмы развились из одной или немногих первичных форм	1. Организмы развились из многих тысяч первичных форм
2. Развитие шло на основе случайных вариаций отдельных особей	2. Развитие шло на основе закономерностей, захватывающих массу особей
3. Развитие шло путем медленных небольших изменений	3. Развитие шло скачками, пароксизмами
4. Наследственных вариаций много, и они идут по всем направлениям	4. Число наследственных вариаций ограничено, и они идут по определенным направлениям
5. Виды связаны друг с другом постепенными переходными формами	5. Разные виды резко разграничены в силу скачкообразного происхождения
6. Эволюция состоит в образовании новых признаков	6. Эволюция состоит в значительной степени в развертывании задатков
7. Борьба за существование и естественный отбор служат факторами прогресса	7. Борьба за существование и естественный отбор служат консервативными факторами, охраняющими норму

Как легко заметить, в концепции номогенеза существенное значение придается скачкообразным внезапным изменениям. Основу таких изменений могут составлять так называемые *системные мутации,* которые коренным образом преобразовывают процессы индивидуального развития и приводят к появлению так называемых «счастливых монстров», или «перспективных уродов» — организмов, существенно отличающихся от своих родителей (Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. New Haven — London, Yale University Press, 1982; Воронцов Н. Н. Макромутации и эволюция: фиксация гольдшмидтовских макромутаций как видовых и родовых признаков. Генетика, т. XXIV, № 6, 1988, с. 1081—1088).

Совершенно очевидно, что составная триада номогенеза антиномична составной триаде классического дарвинизма. Она выглядит следующим образом:



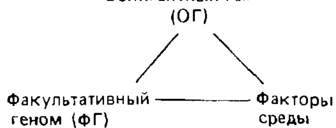
Некоторым положениям концепции номогенеза созвучна теория *пунктуализма* Стефана Гулда и Нила Элдриджа, согласно которой в жизни различных таксонов наблюдаются два периода — длительный период стабильности, когда собственно эволюционные события не происходят, и период «революционных» преобразований, когда за короткое время накапливаются значительные изменения, сопровождаемые выявлением новых видов. Существуют и компромиссные точки зрения, авторы которых наряду с естественным отбором признают и другие действующие факторы эволюции. Не отрицают они и значения внезапных скачкообразных изменений, макромутаций: «Естественный отбор, бесспорно, остается движущим фактором, но не единственным. Формирующую роль играет также изоляция, дрейф генов. Дарвиновская и «не-дарвиновская» эволюции взаимно не противоречивы...

Эволюция, как мы показали, не обязательно носит постепенный характер. Видообразование путем полиплодии, за счет хромосомных перестроек, по сути дела, носит внезапный характер. Не исключено, что в отдельных случаях внезапный характер могут иметь и отдельные макроэволюционные события» (Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. — М.: Знание, 1989, с. 56).

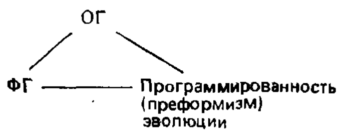
Развитие молекулярной биологии привело к обнаружению новых закономерностей в структуре, функции и эволюции живого и позволило значительно продвинуться в анализе его морфологии и функциональной организации. Вполне естественно,

что молекулярно-биологический подход к исследованию явлений органического мира не замедлил сказаться на эволюционных представлениях и уже сейчас позволяет предполагать дальнейшую содержательную трансформацию эволюционных триад и возможное выявление новых триадических структур.

Пожалуй, наиболее существенным моментом в этом плане является открытие так называемых генетических подвижных ретровирусоподобных элементов (ГПРЭ), способных перемещаться в геноме. Оказалось, что значительная часть спонтанных мутаций обусловлена вставкой их в определенные места генома или делецией, вырезанием. Особенно важно то, что локализация ГПРЭ часто не является случайной, но как бы «предопределена», и, следовательно, нельзя считать детерминируемый ими мутационный процесс случайным и ненаправленным. М. Д. Голубовский, основываясь на открытии ГПРЭ и на многочисленных данных генетико-популяционного анализа, предложил новую триаду факторов эволюционного процесса:



Согласно его гипотезе, геном подразделяется на две части: 1) облигатную, постоянную (эквивалент наследственности в классической триаде), обеспечивающую консерватизм вида, его постоянство; 2) факультативную (эквивалент наследственной изменчивости), представляющую собой совокупность ГПРЭ, которые обеспечивают пластичность генома, его направленное преобразование и тем самым определяют возможность эволюции. Фактором, стимулирующим (активирующим) изменения ФГ, является внешняя среда. Характер ее воздействия пока неясен. Близких взглядов придерживаются Ю. П. Алтухов и Х. Карсон. Мне же представляется, что условия активации ФГ лежат не вне живой системы, но имманентны ей. Они представляют собой берговский преформационный момент, развертывание программы исторического развития во времени, своеобразные «эволюционные часы». «Стрелки» этих часов детерминируют ту фазу развития, когда преобразовывается ФГ и совершается эволюция. Если это предположение верно, то третий компонент триады Голубовского надлежит изменить, так что триада приобретает следующий вид:

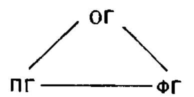


Тогда составная триада номогенеза преобразуется в более сложную форму, включающую как факторы, так и закономерности эволюционного процесса:



Я думаю, что правильнее считать эволюционно значимой частью генома не только ФГ как совокупность ретровирусоподобных генетических подвижных элементов, но и те структуры генома, к которым избирательно «сродственны» этн элементы. Ведь известно, что сайты их фиксации в геноме зачастую неслучайны, они преформированы в определенных зонах ДНК. Следовательно, ГПРЭ осуществляют лишь «разрешающую», триггерную функцию, «активируют» преобразования в тех частях генома, которые изначально «предназначены» для реализации этих процессов. План эволюционного развития в таком случае «фиксирован» в геноме точно так же, как и план индивидуального развития и осуществляется через изменения в этом последнем благодаря специфическому взаимодействию ГПРЭ и определенной селективно «предназначенной» для этой цели части генома (назовем ее «программирующий геном» — ПГ). Это может быть, например, совокупность высокоповторяющнхся последовательностей типа сателлитной ДНК, перераспределение которых под влиянием ГПРЭ способно обусловить преобразование функций генома в целом, прежде всего через сдвиги во временны́х характеристиках морфогенетических реакций и транскрипции определенных блоков генов. Такие изменения способны вызвать к жизни *программированный,* но не проявленный до того морфогенез, ибо «тот или иной морфогенез может быть не осуществлен не потому, что эволюционно не сформировалась его генетическая программа, а потому, что в генетическом материале содержатся элементы, тормозящие «проявление» этой программы. Удаление подобных элементов (а также их перераспределение в геноме) существенно преобразовывает *функциональную организацию генома в целом,* так что открываются *новые морфогенетические пути.* На основе измененного типа онтогенеза возникают организмы с новыми фенотипическими признаками, которые можно считать соответствующими «многообещающим монстрам» Р. Гольдшмидта. Именно такие организмы и дают начало новым видам и родам» (Корочкин Л. И. Генетика развития и некоторые молекулярные моменты эволюции. Молекулярная генетика и биофизика, 1984, вып. 9, с. 75—82).

Можно, таким образом, сказать, что ОГ обеспечивает полиморфизм, разнообразне в *пределах данного вида.* Изменения ОГ не затрагивают набора видоспецифических характеристик. ПГ+ФГ вызывают эффективные изменения не отдельных признаков, но *генома в целом,* переводя его на новый структурно-функциональный уровень и выводя *за пределы* данного вида. Так появляются новые виды. И тогда правильнее подразделять геном не на две, а на три части:



Все три, относительно автономные части генома составляют в то же время неразрывное *единство,* так что функция генома в целом детерминируется взаимодействием и взаимовлиянием этих трех его компонентов.

Таким образом, современное состояние эволюционного учения — непростое, и наряду с ортодоксальным направлением существуют «оппозиционные» взгляды достаточной степени критичности.

Книга известного шведского ученого А. Лима-де-Фариа также принадлежит к числу работ, критически оценивающих СТЭ и справедливо указывающих на то, что с изменением и прогрессом наших знаний должны формироваться новые теории эволюции. Собственно, с подобными же соображениями выступают даже некоторые «правоверные» дарвинисты. «Хотя эволюционная генетика представляет собой результат слияния менделизма и дарвинизма, она, как это ни странно, не внесла непосредственного вклада в решение той проблемы, которую Дарвин считал основной, — проблемы происхождения видов... мы буквально ничего не знаем о тех генетических изменениях, которые происходят при формировании видов» (Левонтин Р. Генетические основы эволюции. — М.: Мир, 1978, с. 167).

«...современная эволюционная биология далеко ушла от той синтетической теории эволюции, которая сформировалась к началу 40-х годов XX в... Однако новейший синтез, создание целостной концепции эволюции, которая сможет заменить синтетическую теорию эволюции, пока что дело будущего». (Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. — М.: Знание, 1984, с. 57.)

А. Лима-де-Фариа не принимает СТЭ, порою дает остроумную критику отдельных ее положений, но позиция его весьма своеобразна. Как я уже отмечал, его отправная точка — глобальный эволюционизм. Биологическая эволюция является продолжением общей, ею детерминируется и постоянно связана с

нею незримыми нитями. Отсюда — отрицание роли случайных процессов в эволюции, да и в природе вообще. Тезис, с которым я был бы склонен согласиться. Многие случаи эмбрионального развития, в частности формирование нервных сетей, демонстрируют примат жесткого детерминизма над стохастичностью. В связи с этим можно процитировать В. Зиберта: «Случайный процесс — это математическая модель, а не физическая реальность. Утверждение, что при анализе некоторой совокупности данных полезно в известных целях считать, что эти данные основаны на некотором случайном процессе, кардинальным образом отличается от утверждения, что физический процесс, с которым связаны эти факты, действительно является случайным процессом. На самом деле этот процесс может вовсе не быть «случайным» в обычном смысле слова: просто формулировка или анализ той или иной проблемы (например, проблемы орла или решки, поведения молекул газа, высоты океанских волн и т. п.) может быть сопряжен с такими трудностями, что расчет, основанный на детерминистском подходе, оказывается невозможным. Теория случайных процессов имеет такое же отношение к «реальному миру», как любая другая математическая теория, например геометрия. Имеет ли смысл считать данный земельный участок треугольником и если да, то какие значения придать его углам, — это решает землемер, а не геометр» (Siebert W. The description of random processes. In: Processing neuroelectric data (ed. W. Rosenblut). MTT Press, Cambridge, 1962, pp. 66—87).

Как следует из названия книги, для А. Лима-де-Фариа основным является неприятие идеи естественного отбора как движущей силы эволюционного процесса. Мне кажется, что в пылу полемики автор проявляет излишний негативизм. Не могу с ним согласиться в том, что слово «отбор» следует исключить из биологического словаря: слишком многое с ним связано (не со словом, а с явлением) в популяционной и эволюционной генетике, разработаны специальные математические критерии, по которым оценивается его эффективность, он используется в селекционной работе, притом достаточно эффективно, и т. д. О самом феномене отбора, как мне представляется, сегодня не приходится спорить, его существование общепризнано — вопрос в том, каково значение процессов отбора в эволюционных событиях, да и вообще в живой природе. Это — предмет давних дискуссий, которые надлежит продолжить.

Едва ли также можно согласиться с тезисом, что отбор — это состояние организма: в действительности отбор — это процесс, и относится он не к отдельным изолированным организмам, а к их совокупности. Очень жаль, что автор не цитирует работ своих предшественнков — Н. С. Данилевского, Р. Ви-

ганда, Н. Г. Чернышевского, Л. С. Берга, в которых дан глубочайший критический анализ проблемы естественного отбора.

В то же время вытекающая из идеи глобального эволюционизма мысль о *всеобщности плана строения* преподнесена автором интересно. К сожалению, им остались не использованы Труды Отцов Церкви, являющиеся истоком этой мысли и заслуживающие самого внимательного изучения.

В рамках глобального эволюционизма рассматривается и проблема «зарождения» жизни на Земле как начала биологической эволюции. Само по себе обращение к этой теме можно понять, хотя она слишком спекулятивна, чтобы рассчитывать на разумное ее разрешение, по крайней мере в наше время. Прав Б. С. Соколов, признавший на одной из пресс-конференций, что правильнее говорить не о зарождении жизни на Земле, а о *появлении* ее (см. «Правда», 19 августа 1984 г., заметка «Живая галактика»). Утверждение А. Лима-де-Фариа, что Опарин опроверг представление о клеточном происхождении жизни, выглядит слишком смелым: в концепции Опарина содержится столько не поддающихся проверке гипотетических допущений, иногда сомнительных, что ее можно скорее отнести к философским, нежели к естественнонаучным. Точно так же несут долю фантазии рассуждения автора о происхождении протоклетки и генов.

В то же время его соображения о сложности взаимоотношений ген — форма точно отражают сложившуюся в настоящее время в биологии ситуацию. Действительно, мы еще очень мало знаем о том, что представляет собой программа развития организма. Говорят, что она целиком записана в веществе — носителе наследственности, т. е. ДНК. Доля истины в этом утверждении есть. В ДНК на самом деле записана наследственная информация, но из того, что сейчас известно, можно судить лишь об одной форме ее реализации — последовательном появлении в ходе индивидуального развития организма все новых и новых биологически активных молекул, среди которых есть и специфические для тканей и клеток, специализирующихся в разных направлениях. Закономерности появления этих продуктов на разных стадиях онтогенеза действительно контролируются ДНК и связаны с активацией (или инактивацией) генов, кодирующих соответствующие белки или другие макромолекулы (например, рибосомная или транспортная РНК), или с изменением состояния участков ДНК, регулирующих экспрессию этих генов (время активации или степень активности). Однако развитие не сводится к развертыванию последовательных цепей молекулярных событий и метаболических циклов. Оно проявляется также в процессах формообразования, в становлении специализированных органов и тканей, и эти органы

и ткани у каждого вида организмов имеют свою специфическую «архитектуру», свою форму. И сам организм развивается в общем целесообразно — весь цикл индивидуального развития подчинен одной задаче: обрести некую дефинитивную форму. А мы до сих пор практически ничего не знаем о том, насколько связана реализация наследственной информации, заключенной в ДНК и проявляющейся в последовательном синтезе различных органических веществ, со становлением специфической формы, с осуществлением специфических морфогенезов. Для разных организмов можно описать стадии их химического развития и стадии их морфогенетического развития, можно однозначно сопоставить эти стадии: определенной фазе химических изменений всегда будет соответствовать определенная стадия формообразования. По химической характеристике зародыша мы можем сказать, какую форму он имеет в данный момент, и наоборот. Однако так называемой каузальной (причинной) связи между этими двумя рядами процессов пока не установлено. Мы не знаем, что детерминирует какие-то особенности взаимодействия клеток, связанные со специфичностью набора их поверхностных антигенов.

К сожалению, необъясненность связи между реализацией наследственной информации на молекулярном уровне, с одной стороны, и процессами морфогенеза, с другой, — реальная трудность современной генетики развития (и эволюционной генетики тоже), на которой иногда пытаются спекулировать те, кто желал бы скомпрометировать и «ниспровергнуть» основные закономерности генетики. Для подобных спекуляций, естественно, нет оснований — законы генетики незыблемы и вполне удовлетворительно описывают события, совершающиеся в ходе реализации наследственной информации. Однако молекулярный и морфогенетический «языки» остаются пока хотя и более или менее эффективными каждый в своей сфере, но полностью автономизированными. Я называю эту ситуацию *принципом дополнительности* в эмбриологии. Она, в сущности, — частный случай двух способов описания любых биологических событий, в том числе и эволюционных. Их можно обозначить (очень условно) как «полевой» и «корпускулярный». Схематически описание однотипных биологических событий с помощью указанных способов можно представить так, как это сделано в таблице на с. 406.

С помощью каждого из этих способов можно вполне независимо, на самостоятельном языке и удовлетворительно описать весь круг исследуемых явлений. Одно описание будет «дополнять» другое. Желательно, конечно, иметь формулу «перевода» с одного языка на другой, но не исключено, что вывести такую формулу в принципе невозможно. Тогда каждый способ описа-

Раздел биологии	Описание в терминах теории «поля»	«Корпускулярное» описание
Индивидуальное развитие организмов	Концепция морфогенетических полей	Физиологическое и молекулярное описание
Историческое развитие организмов	Термодинамическая концепция эволюции Пригожина — Янча, релятивистско-квантово-механическая модель эволюции Ф. Шрама	Различные варианты «корпускулярной» эволюционной теории (номогенез, СТЭ, ортогенез и др.)
Психология	Бихевиоризм, кибернетическое описание поведения	Описание поведения в терминах нейрофизиологии и молекулярной биологии

ния следует развить в единую полную автономную теорию и сочетание этих двух взаимно дополняющих теорий создаст своеобразный аналог физического «соотношения неопределенностей». Думаю, что такой подход к решению биологических проблем позволит снять многие недоразумения и сделает лишними многие бесплодные дискуссии, возникающие в связи с отсутствием четкого разграничения двух указанных способов описания и эклектическим смешиванием принципов, свойственных каждому способу, в единый способ построения теории.

В связи с этим мне представляется, что, ограничившись физико-химическим уровнем, А. Лима-де-Фариа проигнорировал иерархию в организации живых систем, многоуровневый характер их индивидуального и исторического развития и функционирования. Между тем процесс морфогенеза (и филогенеза) не сводится к чисто физико-химическим событиям, но осуществляется на уровне межклеточных, межтканевых, межорганных и прочих взаимоотношений, порою на основе сложных перемещений клеток, конкуренции клеточных популяций, гибели тех или иных клеточных ассоциаций и т. д.

И уж вовсе сомнительно предположение А. Лима-де-Фариа о возможности превращения оленя в кита с помощью нескольких химических реакций. Не думаю, что информация, содержащаяся в геноме оленя, может быть столь простым способом трансформирована в совсем ином направлении.

Весьма дискуссионны и логически противоречивы рассуждения о взаимоотношении сомы и клеток зародышевого пути. Читатель может легко убедиться, что в этой части книги автор делает, пожалуй, шаг назад по сравнению с критикуемой им СТЭ, сближаясь со взглядами сторонников Ламарка.

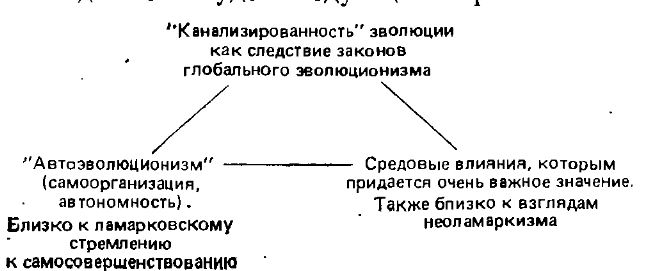
Трудно также согласиться с тезисом о физико-химических основах этики, хотя бы потому, что в его поддержку пока нельзя привести сколько-нибудь убедительный фактический материал. Даже если усиленно искать «материальную» базу

этического, то и в этом случае не нужно забывать, что различные нейтральные процессы (обучение, память и пр.) осуществляются непосредственно через функционирование достаточно сложных клеточных ассоциаций — нервных сетей, и на одном только молекулярном уровне их результаты не объяснить; необходим, как любят говорить, *системный подход*. Кроме всего прочего, не следует все же отрицать *духовное начало* как нечто самостоятельное, как фактор, не поддающийся (пока, во всяком случае) сведению к чисто материальным процессам, как фактор, делающий человека человеком, независимо от протекающих в нем физико-химических превращений, как фактор, стоящий *над* этими превращениями и процессами.

Сейчас, когда человечество как будто (хотя и медленно) осознает необходимость *духовного возрождения*, повторные попытки «выбросить» душу из человеческой жизни во всех ее проявлениях и свести эту жизнь к физико-химическим манипуляциям и движениям молекул едва ли найдут положительные отклики, едва ли принесут пользу.

Вообще же внешнее сходство событий, протекающих в неорганическом мире, с явлениями в живой природе, примеры которого во множестве приводнт А. Лима-де-Фариа, известно давно. Описаны также и опыты по имитации процессов, характеризующих живой мир (клеточное деление, движение, проведение нервного импульса и т. д.), путем смешивания различных неорганических (и органических) растворов. И облака в небесах порою образуют причудливые узоры, напоминающие то человеческое лицо, то каких-нибудь зверушек — этим часто пользуются художники, но разве это о чем-нибудь говорит? Примеры такого рода не проливают света на конкретные механизмы эволюционных событий; высказываемые автором соображения носят столь общий характер, что отнести их можно разве что к категории фнлософских. Более того, что особенно важно, из них не вытекает сколько-нибудь продуктивная исследовательская программа.

Тем не менее выдвигаемую А. Лима-де-Фариа концепцию можно представить в пропагандируемой здесь мною триадной форме; выглядеть она будет следующим образом:



Выражаемая через эту триаду гипотеза имеет право на существование; другой вопрос — свойственны ли ей черты, которые дают преимущества перед СТЭ или теорией номогенеза? По-моему, нет, скорее, наоборот. Вытеснить существующие традиционные взгляды его гипотеза вряд ли может.

И все же я уверен, что предлагаемая книга будет со вниманием и пользой проштудирована широким кругом биологов, а возможно, и философов. По всей вероятности, она побудит к размышлениям, а кого-то и стимулирует на поиск новых решений в области эволюционной биологии и тем исполнит свое предназначение.

Л. И. Корочкин

Краткие замечания к «Послесловию» проф. Л. И. Корочкина

Биологическая редакция издательства «Мир» любезно предложила мне высказать свое мнение относительно послесловия проф. Л. И. Корочкина к моей книге «Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции». Я высоко ценю мнение столь авторитетного ученого и хочу поблагодарить его за участие в издании моей книги на русском языке. Мне хотелось бы кратко ответить на три основных его критических замечания.

1. Естественный отбор — это некая произвольная система, некая абстракция, а не физический механизм. Как таковой, он не может быть механизмом эволюции. Совершенно очевидно, что дифференциальное размножение и дифференциальная гибель происходят постоянно. Они должны были играть определенную роль в эволюции, но роль эта может быть только второстепенной вследствие тех жестких рамок, которые были созданы тремя эволюциями, предшествовавшими появлению клетки и направившими ее эволюцию. Вот почему одни и те же биологические решения возникали вновь и вновь, независимо от дифференциальной гибели, происходившей на протяжении миллионов лет. Одним из примеров служит способность к полету, появившаяся у насекомых, птерозавров, птиц и летучих мышей при полном отсутствии промежуточных форм. Насекомые — единственная группа среди беспозвоночных, способная к полету, а летучие мыши — единственная такая группа среди млекопитающих.

2. Относительно быстрое превращение оленя в кита кажется нам таким же невероятным, каким два столетия назад казалось нашим предкам путешествие на Луну. Однако головастик лягушки, который ведет независимый образ жизни, совершенно не похож на взрослую лягушку. У головастика есть только хорда (костного скелета у него нет), он дышит жабрами, по форме тела он похож на рыбу, а его кишечник концентрически свернут. В отличие от этого у взрослой лягушки, как у всякого позвоночного, имеется скелет, состоящий из костей различных типов, с соответствующими сочленениями и мускулатурой,

а также развитая кровеносная система. Кроме того, у нее появились легкие, изменилось строение пищеварительной системы и форма тела (исчез хвост). Такое полное превращение из «непозвоночного» в позвоночное происходит не за миллионы лет и даже не за века, а всего за несколько дней, и весь процесс метаморфоза запускается одним гормоном. В настоящее время хорошо установлено, что тот или иной гормон вызывает не какой-то один эффект, а целый каскад биохимических и биологических событий в одном организме. Сейчас начинают раскрываться атомные и молекулярные механизмы, создающие огромные и радикальные изменения и притом в очень быстром темпе.

3. В настоящее время нет возможности описать во всех деталях механизм автоэволюции по той простой причине, что мы только начинаем осознавать само его существование. Если бы этот механизм был очевиден, то идея автоэволюционизма пришла бы в голову и многим другим людям. Однако главная основа этого механизма уже начинает проступать, иначе данная книга не могла бы быть написана. Трудность признания автоэволюции связана с тем, что большинство биологов недостаточно хорошо знакомы с молекулярной биологией, биохимией или физикой элементарных частиц. Поэтому чисто атомные и молекулярные механизмы, выдвигаемые мною в качестве основы автоэволюции, не укладываются в их привычный образ мыслей. При изучении автоэволюции следует прежде всего заняться анализом атомного строения минералов и их изменений, поскольку бо́льшая часть свойств клетки и ее хромосом обусловлена соответствующими свойствами минералов. Репликация генов осуществляется с помощью механизма, уже используемого кристаллами, и все типы симметрии и большинство основных функций клетки уже предсуществуют на уровне минералов. При изучении механизма автоэволюции следует уделять особое внимание сочетанию результатов современных цитологических исследований, проводимых на молекулярном уровне, с молекулярными данными о кристаллизационной воде и данными об атомной структуре минералов.

Лунд, Швеция
29 октября 1990 г.

А. Лима-де-Фариа

Литература

Akabori S. (1965). Asymmetric hydrogenation of carbonyl compounds. In: The origins of Prebiological Systems (Ed. S. W. Fox). Academic Press, New York, pp. 127—135.

Alberts B., Bray D., Lewis J., Raff M., Roberts K., Watson J. D. (1983). Molecular Biology of the Cell. Garland Publishing, New York, London.

Allee W. C. (1931). Animal Aggregations: a Study in General Sociology. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1—431.

Allee W. C. (1938). The Social Life of Animals. W. W. Norton, New York, pp. 1—293.

Alt F. W., Kellems R. E., Bertino J. R., Schimke R. T. (1978). Selective multiplication of dihydrofolate reductase genes in methotrexate-resistant variants of cultured murine cells. J. Biol. Chem. **253**, 1357—1370.

Altmann S. A. (1965). Sociobiology of rhesus monkeys. II. Stochastics of social communication. J. Theor. Biol. **8**(**3**), 490—522.

Amaldi G. (1966). The Nature of Matter. The University of Chicago Press, Chicago, London, pp. 1—332.

Ananiev E. V., Gvozdev V. A. (1974). Changed pattern of transcription and replication in polytene chromosomes of *Drosophila melanogaster* resulting from eu-heterochromatin rearrangement. Chromosoma **45**, 173—191.

Arnason U. (1985). Valen — mera hjort än lejon? Forskning och Framsteg **1985**(6), 16—21.

Arnason U., Widegren B. (1986). Pinniped phylogeny enlightened by molecular hybridizations using highly repetitive DNA. Mol. Biol. Evol. **3**(4), 356—365.

Aron M., Grassé P. (1939). Biologie Animale. Masson, Paris, pp. 1—1201.

Asimov I. (1962). The World of Carbon. Collier Books, New York, pp. 1—158.

Atkins P. W. (1984). The Second Law. Scientific American Library, W. H. Freeman and Company, New York, pp. 1—230.

Attenborough D. (1987). The First Eden, The Mediterranean World and Man. Collins/BBC Books, London.

Ayala F. J. (1978). The mechanisms of evolution. Sci. Am. **239**(**3**), 48—61.

Babin C. (1980). Elements of Palaeontology. John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, pp. 1—446.

Badman W. S., Brookband J. W. (1970). Serological studies of two hybrid sea urchins. Dev. Biol. **21**, 243—256.

Bakker R. T. (1982). Dinosaur Renaissance. In: The Fossil Record and Evolution, Readings from Scientific American. W. H. Freeman and Company, San Francisco, pp. 117—133.

Balkaschina E. I. (1929). Ein Fall der Erbhomöosis (die Genovariation 'Aristopedia') bei *Drosophila melanogaster*. Arch. Entwicklgmech. **115**, 448—463.

Baltimore D. (1976). Viruses, polymerases and cancer. Science **192**, 632—636.

Baltscheffsky H. (1981). Stepwise molecular evolution of bacterial photosynthetic energy conversion. BioSystems **14**, 49—56.

Banerjee S. K. (1984). Polar flip-flop. The Sciences Nov./Dec., 24—30.

Bardin C. W., Sherins R. J. (1982). Cell biology of the testis. Ann. N. Y. Acad. Sci. vol. 383.

Barnes R. D. (1980). Invertebrate Zoology. Saunders College, Philadelphia, 4th edn., pp. 1—1089.

Bass B. L., Cech T. R. (1984). Specific interaction between the self-splicing RNA of *Tetrahymena* and its guanosine substrate: implications for biological catalysis by RNA. Nature **308**, 820—826.

Battersby A. R., Fookes C. J. R., Matcham G. W. J., McDonald E. (1980). Biosynthesis of the pigments of life: formation of the macrocycle. Nature **285**, 17—21.

Baur E. (1930). Einführung in die Vererbungslehre. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin, pp. 1—478.

Baxt W. G., Meinkoth J. L. (1978). Transfer of duck cell DNA sequences to the nucleus of 3T3 cells by Rous sarcoma virus. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **75**, 4252—4256.

Beams H. W., Kessel R. G. (1974). The problem of germ cell determinants. Int. Rev. Cytol. **39**, 413—479.

Beatty R. A. (1967). Perthenogenesis in vertebrates. In: Fertilization (Eds. C. B. Metz and A. Monroy) Vol. I. Academic Press, New York, pp. 413—440.

Becak W., Becak M. L., Ruiz I. R. G. (1978). Gene regulation in polyploid amphibians. In: XIV International Congress of Genetics, Contributed Paper Sessions, Abstracts, Part II, Moscow 1978. Nauka, Moscow, p. 147.

Becak W., Goissis G. (1971). DNA and RNA content in diploid and tetraploid amphibians. Experientia **27**, 345—346.

Beck W. S. (1971). Human Design. Harcourt Brace Jovanovich, New York.

Beebe C. W. (1907). Geographic variation in birds. Zoologica **1**, 1—41.

Beerstecher E. Jr. (1964). The biochemical basis of chemical needs. In: Comparative Biochemistry (Eds. M. Florkin and H. S. Mason), Vol. 6. Academic Press, New York, pp. 119—205.

Bell E. A. (1980). The non-protein amino acids of higher plants. Endeavour, New Series **4**(3), 102—107.

Belmont A., Nicolini C. (1981). Polyelectrolyte theory and chromatin — DNA quaternary structure: role of ionic strength and H1 histone. J. Theor. Biol. **90**, 169—179.

Bennett M. V. L. (1968). Similarities between chemical and electrical mediated transmission. In: Physiological and Biochemical Aspects of Nervous Integration (Ed. F. D. Carlson). Prentice-Hall, Englewood Cliffs NJ, pp. 73—128.

Bernal J. D. (1965). Molecular matrices for living systems. In: The Origins of Prebiological Systems (Ed. S. W. Fox). Academic Press, New York, London, pp. 65—88.

Bernardi G., Bernardi G. (1986). Compositional constraints and genome evolution. J. Mol. Evol. **24**, 1—11.

Berrill N. J., Karp G. (1976). Development. McGraw-Hill Book Company, New York, pp. 1—566.

Bidwell R. G. S. (1979). Plant Physiology, 2nd edn. Macmillan, New York, pp. 1—726.

Björn L. O. (1973). Ljus och Liv. Aldus/Bonniers, Stockholm, pp. 1—219.

Björn L. O. (1980). Att se — på växters vis. Forsking och Framsteg **8**, 8—11.

Blakemore R. (1975). Magnetotactic bacteria. Science **190**, 377—379.

Bonner J. T. (1952). Morphogenesis. An Essay on Development. Princeton University Press, Princeton NJ, pp. 1—296.

Bonner J. T. (1983). Chemical signals of social amoebae. Sci. Am. **248**(4), 106—112.

Bornstein P., Duksin D., Balian G., Davidson J. M., Crouch E. (1978). Organization of extracellular proteins on the connective tissue cell surface: relevance to cell-matrix interactions in vitro and in vivo. In: Fibroblast Surface Protein (Eds. A. Vaheri, E. Ruoslahti and D. F. Mosher). Annals of the New York Academy of Sciences New York, pp. 93—105.

Borochov N., Eisenberg H., Kam Z. (1981). Dependence of DNA conformation the concentration of salt. Biopolymers **20**, 231—235.

Borst P., Grivell L. A. (1981). One gene's intron is another gene's exon. Nature **289**, 439—440.

Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W., Toole E. H., Toole V. K. (1952). A reversible photoreaction controlling seed germination. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **38**, 662—666.

Bothwell M., Schachman H. K. (1974). Pathways of assembly of aspartate transcarbamoylase from catalytic and regulatory subunits. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **71**, 3221—3225.

Botstein D., Shortle D. (1985). Strategies and applications of in vitro mutagenesis. Science **229**, 1193—1201.

Brachet A. (1935). Traite D'embryologie des Vertebres. Masson, Paris.

Brachet J. (1974). Introduction to Molecular Embryology. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, pp. 1—176.

Brack C., Hirama M., Lenhard-Schuller R., Tonegawa S. (1978). A complete immunoglobulin gene is created by somatic recombination. Cell **15**, 1—14.

Bramwell M. (1980). The Atlas of World Wildlife. Mitchell Beazley Ltd., Zoological Society of London, London.

Brandham P. E., Bhattarai S. (1977). The effect of B chromosome number on chiasma frequency within and between individuals of *Gibasis linearis* (Commelinaceae) Chromosoma **64**, 343—348.

Braun A., Grossman L. (1974). An endonuclease from *Escherichia coli* that acts preferentially on UV-irradiated DNA and is absent from uvrA and uvrB mutants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **71**, 1838—1842.

Breathnach R., Chambon P. (1981). Organization and expression of eucaryotic split genes coding for proteins. Annu. Rev. Biochem. **50**, 349—383.

Brehms A. E. (1912). Brehms Tierleben, Allgemeine Kunde des Tierreichs, 4th edn. Bibliographisches Institut, Leipzig/Vienna.

Brewer R. G., Hahn E. L. (1984). Atomic memory. Sci. Am. **251** (6), 42—49.

Briggs R. (1973). Developmental Genetics of the Axolotl. 31st Symposium, Society of Developmental Biology. Academic Press, New York, pp. 47—102.

Brink R. A. (1969). Abnormal chromosome 10 and R paramutation in maize. Mutat. Res. 8, 285—302.

Brinkley M. M., Valdivia A., Tousson A., Brenner S. L. (1984). Compound kinetochores of the Indian muntjas. Chromosoma **91**, 1—11.

Britten R. J., Davidson E. H. (1976). DNA sequence arrangement and preliminary evidence on its evolution. Fed. Proc. **35**, 2151—2157.

Britten R. J., Kohne D. E. (1968). Repeated sequences in DNA. Science **161**, 529—540.

Brown D. D., Dawid I. B. (1968). Specific gene amplification on oocytes. Science **160**, 272—280.

Brown D. D., Schlissel M. S. (1985). The molecular basis of differential gene expression of two 5S RNA genes. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. L, 549—553.

Brown L., Rockwood L. L. (1986). On the dilemma of horns. Natural History **95**(7), 54—61.

Buerger M. J. (1981). Crystallography, X-Ray. In: Encyclopedia of Physics (Eds. R. G. Lerner and G. L. Trigg). Addison-Wesley, Reading, MA, pp. 185—190.

Bullock T. H., Diecke F. P. J. (1956). Properties of an infrared receptor. J. Physiol. **134**, 47—87.

Bürgel B. H. (1943). Los Mundos Lejanos. Labor, Barcelona.
Burger M. M., Burkart W., Weinbaum G., Jumblatt J. (1978). Cell—cell recognition: molecular aspects. Recognition and its relation to morphogenetic processes in general. In: Symposia of the Society for Experimental Biology, No. XXXII. Cambridge University Press, London.
Bush G. (1974). The mechanism of sympatric host race formation in the true fruit flies (Tephritidae). In:' Genetic Mechanisms of Speciation in Insects (Ed. M. J. D. White). Australian and New Zealand Book Co., Sydney.
Butler W. L., Norris K. H., Siegelman H. W., Hendricks S. B. (1959). Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 45, 1703—1708.
Byers B. (1967). Structure and formation of ribosome crystals in hypothermic chick embryo cells. J. Mol. Biol. **26**, 155—167.
Bynum W. F., Browne E. J., Porter R. (1981). Dictionary of the History of Science (Eds. W. F. Bynum, E. J. Browne and R. Porter). Macmillan, London, pp. 1—494.
Cabrera A. (1935). Historia Natural, Vertebrados, Vol. 1. Instituto Gallach, Barcelona, pp. 519.
Cabrera A. (1936a). Historia Natural, Invertebrados, Vol. 2, Instituto Gallach, Barcelona, pp. 518.
Cabrera A. (1936b). Historia Natural, Botanica, Vol. 3. Instituto Gallach, Barcelona, pp. 519.
Cabrera A. (1937). Historia Natural, Geologia, Vol. 4, Instituto Gallach, Barcelona, pp. 620.
Cairns-Smith A. G. (1986). Seven Clues to the Origin of Life. Cambridge University Press, Cambridge, London, pp. 1—127.
Calos M. P., Miller J. H. (1980). Transposable elements. Cell **20**, 579—595.
Cantor C. R. (1981). DNA choreography. Cell **25**, 293—295.
Capco D. G., Jeffery W. R. (1981). Regional accumulation of vegetal pole poly(A)+ RNA injected into fertilized *Xenopus* eggs. Nature **294**, 255—257.
Carafoli E., Penniston J. T. (1985). The calcium signal. Sci. Am. **253**(5), 50—58.
Carpenter C. D., Klein W. H. (1982). A gradient of Poly(A)+ RNA sequences in *Xenopus laevis* eggs and embryos. Dev. Biol. **91**, 43—49.
Carrigan Jr. R. A., Trower W. P. (1982). Superheavy magnetic monopoles. Sci. Am. 246, 91—99.
Carson H. L., Clayton F. E., Stalker H. D. (1967). Karyotypic stability and speciation in Hawaiian *Drosophila*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **57**, 1280—1285.
Carthy J. D., Howse P. E. (1979). The Study of Behaviour, 2nd edn., The Institute of Biology's Studies in Biology, No. 3. Edward Arnold, London, pp. 1—68.
Caullery M. (1931). Le Problème de L'évolution. Payot, Paris.
Cavalier-Smith T. (1985). Cell volume and the evolution of eukaryotic genome size. In: The Evolution of Genome Size (Ed. T. Cavalier-Smith). John Wiley and Sons, London, pp. 105—184.
Cech T. R. (1985). Self-splicing RNA: implications for evolution. Int. Rev. Cytol. **93**, 3—22.
Chambon P. (1981). Split genes. Sci. Am. **244**(5), 48—59.
Chang L. Y. E., Slighton J. L. (1984). Isolation and nucleotide sequence analysis of the beta type globin pseudogene from human, gorilla and chimpanzee. J. Mol. Biol. **180**, 767—784.
Changeux J.-P. (1985). Neuronal Man. The Biology of Mind. Oxford University Press, New York, pp. 1—348.
Clark R. W. (1979). Einstein — The Life and Times. Hodder and Stoughton, London.
Clarkson E. N. K. (1982). Invertebrate Palaeontology and Evolution. G. Allen and Unwin, London.

Clausen J., Keck D. D., Hiesey W. M. (1940). Experimental Studies on the Nature of Species. I. Effect of Varied Environments on Western North American Plants, Publication No. 520. Carnegie Institution, Washington DC.
Coggins J. R., Hardie D. G. (1986). The domain as the fundamental unit of protein structure and evolution. In: Multidomain Proteins — Structure and Evolution (Eds. D. G. Hardie and J. R. Coggins). Elsevier, Amsterdam, pp. 1—12.
Cohen J. B. (1966). Diffraction Methods in Materials Science. Macmillan, London, pp. 1—357.
Cohen S. N., Shapiro J. A. (1980). Transposable genetic elements. Sci. Am. **242**(2), 36—45.
Colbert E. H. (1980). Evolution of the Vertebrates, 3rd edn. John Wiley & Sons, New York.
Costa A. C. da, Chaves R. (1937). Manual de Histologia. Rodrigues, Lisbon.
Cott H. B. (1951). Animal form in relation to appearance. In: Aspects of Form (Ed. L. L. Whyte). Lund Humphries, London, pp. 121—156.
Coutinho A. X. P. (1906). Atlas de Botanica. A Editora, Lisbon.
Comroe J. H. (1962). Physiology of Respiration. Year Book Medical Publishers, Chicago.
Conover D. O., Kynard B. E. (1981). Environmental sex determination: interaction of temperature and genotype in a fish. Science **213**, 577—579.
Cooper P. K., Hanawalt P. C. (1972). Heterogeneity of patch size in repair replicated DNA in *Escherichia coli*. J. Mol. Biol. **67**, 1—10.
Craigmyle M. B. L. (1975). A Colour Atlas of Histology. Wolfe Medical Publications, pp. 1—312.
Crick F. H. C. (1981). Life Itself. Simon and Schuster, New York.
Crouse H. V. (1966). An inducible change in state of the chromosomes of *Sciara*: its effects on the genetic components of the X. Chromosoma **18**, 230—253.
Crouse H. V. (1979). X heterochromatin subdivision and cytogenetic analysis in *Sciara coprophila* (Diptera, Sciaridae). II. The controlling element. Chromosoma **74**, 219—239.
Crow J. F. (1979). Genes that violate Mendel's rules. Sci. Am. **240**(2), 104—113.
Crutchfield J. P., Farmer J. D., Packard N. H., Shaw R. S. (1986). Chaos. Sci. Am. **255**(6), 38—49.
Cuènot L. (1932). La Genèse des Especes Animales. Librairie Félix Alcan, Paris.
Cullis C. A. (1979). Quantitative variation of ribosomal RNA genes in flax genotrophs. Biochem. Genet. **17**, 391—401.
Cullis C. A. (1984). Environmentally induced DNA changes. In: Evolutionary Theory: Paths into the Future (ed. J. W. Pollard). John Wiley and Sons, London, New York, pp. 203—216.
Dahlberg J. E. (1977). RNA primers for the reverse transcriptases of RNA tumor viruses. In: Nucleic Acid-Protein Recognition (Ed. H. J. Vogel). Academic Press, New York, San Francisco, London, pp. 345—358.
D'Amato F. (1985). Cytogenetics of plant cell and tissue cultures and their regenerates. CRC Crit. Rev. Plant Sci. **3**(**1**), 73—112.
Danilevskii A. S. (1965). Photoperiodism and Seasonal Development of Insects. Oliver and Boyd, Edinburgh, London.
Darlington C. D., Mather K. (1949). The Elements of Genetics. George Allen and Unwin, London, pp. 1—446.
Darwin C. (1859). The Origin of Species (The Illustrated Origin of Species, by Charles Darwin, Abridged and Introduced by Richard E. Leakey, 1979). Faber and Faber, London, pp. 1—240.
Darwin F. (1929). Autobiography of Charles Darwin. C. A. Watts, London, pp. 1—154.
Dautry-Varsat A., Lodish H. F. (1984). How receptors bring proteins and particles into cells. Sci. Am. **250**(5), 48—54.

Dawkins R. (1981). Altruism. In: The Oxford Companion to Animal Behaviour (Ed. D. McFarland). Oxford University Press, Oxford, New York, pp. 14—15.
De Beer G. (1958). Embryos and Ancestors. The Clarendon Press, Oxford, pp. 1—190.
DeCampli W. M. (1986). The limits of manned space flight. The Sciences Sept./Oct. 1986, 47—52.
De Duve C. (1984). A Guided Tour of the Living Cell, Vols. I and II. Scientific American Books, New York, pp. 1—423.
Delbrück M. (1986). Mind from Matter? An Essay on Evolutionary Epistemology (Eds. G. S. Stent, E. P. Fischer, S. W. Golomb, D. Presti and H. Seiler). Blackwell Scientific Publications, Palo Alto/Oxford/London, pp. 1—290.
De Loof A., De Wilde J. (1970). The relation between haemolymph proteins and vitellogenesis in the Colorado feetle *Leptinotarsa decemlineata*. J. Insect Physiol. **16**, 157—169.
Denffer D. von, Schumacher W., Mägdefrau K., Ehrendorfer F. (1971). Strasburger's Textbook of Botany. Longman, London, New York, pp. 1—877.
Desautels P. E. (1968). The Mineral Kingdom. Ridge Press Book/Madison Square Press, Grosset and Dunlap, New York.
Dickerson R. E. (1980) Cytochrome *c* and the evolution of energy metabolism. Sci. Am. **242**(3), 136—153.
Dilworth M. J., Coventry D. R. (1977). Stability of leghaemoglobin in yellow lupin nodules. In: Recent Developments in Nitrogen Fixation (Eds. W. Newton, J. R. Postgate and C. Rodriguez-Barrueco). Academic Press, New York, pp. 431—442.
Dobzhansky T. (1941). Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York, pp. 1—446.
Dobzhansky T. (1965). In discussion of Schramm's paper: Synthesis of nucleosides and polynucleotides with metaphosphate esters. In: The Origins of Prebiological Systems (Ed. S. W. Fox). Academic Press, New York, pp. 309—310.
Dobzhansky T. (1969). Selection. In: Encyclopaedia Britannica. William Benton, Chicago, London, Toronto, Vol. 20, p. 181.
Dobzhansky T., Ayala F. J., Stebbins G. L., Valentine J. W. (1977). Evolution. W. H. Freeman, San Francisco, pp. 1—572.
Donelson J. E., Turner M. J. (1985). How the trypanosome changes its coat. Sci. Am. **252**(2), 32—39.
Dover G. A. (1986). Molecular drive in multigene families: how biological novelties arise, spread and are assimilated. Trends Genet. **2**(6), 159—165.
Dubertret L., Coulomb B., Saiag Ph., Touraine R. (1987). Les peaux artificielles vivantes. La Recherche **18**(**185**), 149—155.
Dudits D., Fejér O., Hadlaczky G., Koncz C., Lázár G. B., Horváth G. (1980). Intergeneric gene transfer mediated by plant protoplast fusion. Mol. Gen. Genet. **179**, 283—288.
Dulbecco R., Ginsberg H. S. (1980). Virology. Harper & Row, Hagerstown, pp. 1—1261.
Ebert J. D., Sussex I. M. (1970). Interacting Systems in Development. Holt, Rinehart and Winston, New York, pp. 1—338.
Ebling J., Highnam K. C. (1969). Chemical Communication, The Institute of Biology's Studies in Biology, No. 19, Edward Arnold, London, pp. 1—66.
Eckert R., Randall D. (1978). Animal Physiology. W. H. Freeman, San Francisco.
Edelman G. M. (1984). Cell-adhesion molecules: a molecular basis for animal form. Sci. Am. **250**(4), 80—91.
Eden M. (1967). Inadequacies of neo-Darwinian evolution as a scientific theory. In: Mathematical Challenges to the neo-Darwinian Interpretation of Evolution (Eds. P. S. Moorthead and M. M. Kaplan), The Wistar Institute Sympo-

sium Monograph Number 5. The Wistar Institute Press, Philadelphia, pp. 1—140.
Egli P. H. (1949). Crystal research. Sci. Mon. **68**, 270—278.
Ehrhardt A. (1939). Kristalle. V. Heinrich Ellerman, Hamburg.
Eigen M. (1971a). Selforganization of matter and the evolution of biological macromolecules. Naturwissenschaften **58**, 465—523.
Eigen M. (1971b). Molecular self-organization and the early stages of evolution. Q. Rev. Biophys. **4**, 149—212.
Eigen M., Gardiner W., Schuster P., Winkler-Ostwatitsch R. (1981). The origin of genetic information. Sci. Am. **244**(4), 88—118.
Eigen M., Schuster P. (1979). The Hypercycle. A Principle of Natural Self-Organization. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 1—92.
Einarson L., Glimstedt G., Jansen J. (1964). Lärobok i Histologi. Svenska Bokförlaget/Bonniers, pp. 1—431.
Eisenberg J. M. (1981). A Collector's Guide to Seashells of the World. McGraw-Hill Book Company, New York, London.
Ellfolk N. (1972). Leghaemoglobin, a plant haemoglobin. Endeavour **31**, 139—142.
Emanuelsson H., Arlock P. (1985). Intercellular voltage gradient between oocyte and nurse cell in a polychaete. Exp. Cell Res., **161**, 558—561.
Engström A., Finean J. B. (1958). Biological Ultrastructure. Academic Press, New York.
Evans G. M., Macefield A. J. (1972). Suppression of homologous pairing by B chromosomes in a *Lolium* species hybrid. Nature New Biol. **236**, 110—111.
Falkmer S., El-Salhy M., Titlbach M. (1984). Evolution of the neuroendocrine system in vertebrates. In: Evolution and Tumour Pathology of the Neuroendocrine System (Eds. S. Falkmer, R. Håkansson and F. Sundler). Elsevier, Amsterdam, pp. 59—87.
Fedoroff N. V. (1984). Transposable genetic elements in maize. Sci. Am. **250**(**6**), 64—74.
Fedoroff N. V., Brown D. D. (1978). The nucleotide sequence of the repeating unit in the oocyte 5S ribosomal DNA of *Xenopus laevis*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **42**, 1195—1200.
Fehilly C. B., Willadsen S. M., Tucker E. M. (1984). Interspecific chimaerism between sheep and goat. Nature **307**, 634—636.
Feininger A. (1956). The Anatomy of Nature. Crown Publishers, New York.
Finch J. T., Lutter L. C., Rhodes D., Brown R. S., Rushton B., Levitt M., Klug A. (1977). Structure of nucleosome core particles of chromatin. Nature **269**, 29—36.
Fisher R. A. (1930). The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press — Oxford University Press, Oxford.
Fitch W. M., Langley C. H. (1976). Protein evolution and the molecular clock. Fed. Proc. **35**, 2092—2097.
Florkin M. (1944). Introduction à la Biochimie générale. Desoer, Liège/Masson, Paris.
Florkin M., Schoffeniels E. (1966). Biochimie et Biologie Moléculaire. Desoer, Liège.
Folkman J., Haudenschild C. (1980). Angiogenesis in vitro. Nature **288**, 551—556.
Ford P. (1978). Pseudogene structure in 5S RNA genes. Nature **271**, 205—206.
Forsyth A. (1985). Good scents and bad. Odors can be a mammalian aphrodisiac or a turnoff. Natural History **94**(**11**), 25—32.
Fox S. W. (1973). Origin of the cell: experiments and premises. Naturwissenschaften **60**, 359—368.
Fox S. W. (1984). Proteinoid experiments and evolutionary theory. In: Beyond

Neo-Darminism (Eds. M.-W. Ho and P. T. Saunders). Academic Press, London, pp. 15—60.
Fox S. W., Harada K. (1960). The thermal copolymerization of amino acids common to protein. J. Am. Chem. Soc. **82**, 3745—3751.
Fox S. W., Jungck J. R., Nakashima T. (1974). From proteinoid microsphere to contemporary cell: formation of internucleotide and peptide bonds by proteinoid particles. Origins Life **5**, 227—237.
Fraenkel G. (1959). The chemistry of host specificity of cytophagous insects. In: Biochemistry of Insects (Ed. L. Levenbook). Pergamon Press, London, pp. 1—14.
Fraenkel-Conrat H. (1962). Design and Function at the Threshold of Life: The Viruses. Academic Press, New York, pp. 1—117.
Franke W. W., Scheer U., Spring H., Trendelenburg M. F., Krohne G. (1976). Morphology of transcriptional units of rDNA. Exp. Cell Res. **100**, 233—244.
Frankel R. B., Blakemore R. P., Wolfe R. S. (1979). Magnetite in freshwater magnetotactic bacteria. Science **203**, 1355—1356.
Free J. B. (1977). The Social Organization of Honeybees, The Institute of Biology's Studies in Biology, No. 81. Edward Arnold, London, pp. 1—68.
Freeman R. (1972). Classification of the Animal Kingdom. Hodder and Stoughton, London, pp. 1—55.
Friday A., Ingram D. S. (1985). The Cambridge Encyclopedia of Life Sciences (Eds. A. Friday and D. S. Ingram). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1—432.
Friedberg E. C. (1985). DNA Repair. W. H. Freeman, New York, pp. 1—614.
Gale G. (1981). The Anthropic Principle. Sci. Am. **245(6)**, 114—122.
Gall J. G., Bjork L. B. (1958). The spermatid nucleus in two species of grasshopper. J. Biophys. Biochem. Cytol. 4, 479—484.
Galtsoff P. S. (1923). The amoeboid movement of dissociated sponge cells. Biol. Bull. **45**, 153—161.
Garcia-Bellido A., Lawrence P. A., Morata G. (1979). Compartments in animal development. Sci. Am. **241(1)**, 90—98.
Garner W. W., Allard H. A. (1920). Effect of length of day on plant growth. J. Agric. Res. **18**, 553—606.
Gehring W. J. (1976). Developmental genetics of *Drosophila*. Annu. Rev. Genet. **10**, 209—252.
Gehring W. J. (1985). The molecular basis of development. Sci. Am. **253(4)**, 137—146.
Geist V. (1986). The paradox of the great Irish stags. Natural History **95(3)**, 54—64.
Gierer A. (1974). Hydra as a model for the development of biological form. Sci. Am. **231(6)**, 44—54.
Gilbert W. (1978). Why genes in pieces? Nature **271**, 501.
Gilbert W. (1985). Genes-in-pieces revisited. Science 228, 823—824.
Gilbert W. (1986). The RNA world — origin of life. Nature **319**, 618.
Gilbert W., Marchionni M., McKnight G. (1986). On the antiquity of introns. Cell **46**, 151—154.
Gillespie B., Briggs W. R. (1961). Mediation of geotropic response by lateral transport of auxin. Plant Physiol. **36**, 364—368.
Gilmour D., Waterhouse D. F., Day M. F. (1970). General anatomy and physiology. In: The Insects of Australia. Melbourne University Press, Melbourne.
Goebel K. (1933). Organographie der Pflanzen, Dritter Teil, Samenpflanzen. Gustav. Fisher, Jena.
Goldoni D., Rubini M., Fontana F. (1984). Cytogenetic studies on *Cervus elaphus* L. Constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions. Caryologia **37**, 439—443.
Goldschmidt R. N. (1938). Physiological Genetics, 1st edn. McGraw-Hill, New York, pp. 1—375.

Goldschmidt R. (1940). Base Material de la Evolución, Spanish Translation, 1943 (Original title: The Material Basis of Evolution, Yale University Press, New Haven, 1940). Espasa-Caple, Madrid.
Goldschmidt R. (1955). Theoretical Genetics. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.
Goodman C. S., Bastiani M. J. (1984). How embryonic nerve cells recognize one another. Sci. Am. **251 (6)**, 50—58.
Goodman M., Czelusniak J., Beeber J. E. (1985). Phylogeny of primates and other eutherian orders: a cladistic analysis using amino acid and nucleotide sequence data. Cladistics **1 (2)**, 171—185.
Gordon J. W., Scangos G. A., Plotkin D. J., Barbosa J. A., Ruddle F. H. (1980). Genetic transformation of mouse embryos by microinjection of purified DNA. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 77, 7380—7384.
Gottlieb L. D. (1973). Genetic differentiation, sympatric speciation and the origin of a diploid species of *Stephanomeria*. Am. J. Bot. **60**, 545—553.
Gottlieb L. D. (1976). Biochemical consequences of speciation in plants. In: Molecular Evolution (Ed. F. J. Ayala). Sinauer, Sunderland MA, pp. 123—140.
Gottlieb L. D. (1986). Genetic differentiation, speciation and phylogeny in *Clarkia* (Onagraceae). In: Modern Aspects of Species (Eds. K. Iwatsuki, P. H. Raven and W. J. Bock). University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 145—160.
Gould J. L., Kirschvink J. L., Deffeyes K. S. (1978). Bees have magnetic remanence. Science **201**, 1026—1028.
Gould S. J. (1985). Geoffroy and the homeobox. Natural History **94 (11)**, 12—23.
Grant V. (1963). The Origin of Adaptations. Columbia University Press, New York.
Grant V. (1977). Organismic Evolution. Freeman, New York.
Grassé P.-P. (1977). Evolution of Living Organisms. Evidence for a New Theory of Transformation. Academic Press, New York.
Gregory W. K. (1974). Evolution Emerging, Vols. I and II. Arno Press, New York, pp. 1—736 and 1—1013.
Greulach V. A. (1973). Plant Function and Structure. MacMillan, New York.
Grouchy J. de (1982). Les facteurs génétiques de l'évolution. In: Colloques internationaux du CNRS, 599, Les processus d'hominisation. CNRS, Paris, pp. 283—293.
Guerrier-Takada C., Gardiner K., Marsh T., Pace N., Altman S. (1983). The RNA moiety of ribonuclease P is the catalytic subunit of the enzyme. Cell **35**, 849—857.
Guilliermond A., Mangenot G. (1941). Biologie Vegetale. Masson, Paris.
Gustafsson A. (1979). Linnaeus' peloria: the history of a monster. Theor. Appl. Genet. **54**, 241—248.
Gustafsson A., Lundqvist U. (1981). Mutations and parallel variation. In: Induced Mutations — A Tool in Plant Breeding. International Atomic Energy Agency, Vienna, pp. 85—110.
Gwinner E. (1986). Internal rhythms in bird migration. Sci. Am. **254 (4)**, 76—84.
Haber H. E., Kane G. L. (1986). Is nature supersymmetric? Sci. Am. **254 (6)**, 42—50.
Hadorn E. (1965). Problems of determination and transdetermination. Brookhaven Symp. Biol. **18**, 148—161.
Haeckel E. (1875). Ziele und Wege der heutigen Entwickelungschichte. Dufft, Jena.
Hafen E., Basler K., Edström J.-E., Rubin G. M. (1987). Sevenless, a cell-specific homeotic gene of *Drosophila*, encodes a putative transmembrane receptor with a tyrosine kinase domain. Science **236**, 55—63.
Haldane J. B. S. (1908). The relation to physics and chemistry, Presidential Address to the Physiology Section of the British Association for the Advancement of Science. Report of the British Association, pp. 864—871.

Haldane J. B. S. (1932). The Causes of Evolution. Longmans, Green, London.
Haldane J. B. S. (1965). Data needed for a blueprint of the first organism. In: The Origins of Prebiological Systems (Ed. S. W. Fox). Academic Press, New York, pp. 11—18.
Halstead L. B. (1978). The Evolution of The Mammals. Peter Lowe, Eurobook Limited.
Hanawalt P. C. (1972). Repair of genetic material in living cells. Endeavour **31**(**113**), 83—87.
Harnden D. G., Klinger H. P. (1985). An International System of Human Cytogenetic Nomenclature (1985), ISCN 1985 Report of the Standing Committee on Human Cytogenetic Nomenclature (Eds. D. G. Harnden and H. P. Klinger). Vol. 21, No. 1, pp. 95—109. Published in collaboration with Cytogenetics and Cell Genetics.
Harris H. (1976). Molecular evolution: the neutralist—selectionist controversy. Fed. Proc. **35**(**10**), 2079—2082.
Harrison R. J., Montagna W. (1969). Man. Appleton-Century-Crofts, New York.
Hauy C. (1801). Traité de Minéralogie, Vol. 5. Chez Louis, Paris.
Hayashi K., Makino R., Kakizoe T., Fujiki H., Sugimura T. (1984). Increase in frequency of appearance of cadmium-resistant cells induced by various tumor promoters; evidence for the induction of gene amplification. In: Cellular Interactions by Environmental Tumor Promoters (Eds. H. Fujiki et al.). Japan Sci. Soc. Press, Tokyo/VNU Science Press, Utrecht, pp. 255—259.
Hayflick L. (1980). The cell biology of human aging. Sci. Am. **242**(**1**), 42—49.
Hazen R. M., Finger L. W. (1985). Crystals at high pressure. Sci. Am. **252**(**5**), 84—91.
Held W. A., Ballon B., Mizushima S., Nomura M. (1974). Assembly mapping of 30S ribosomal proteins from *Escherichia coli*. J. Biol. Chem. **249**, 3103—3111.
Heinrich B. (1987). Thermoregulation in winter moths. Sci. Am. **256**(**3**), 82—89.
Henderson I. F., Henderson W. D. (1939). A Dictionary of Scientific Terms. Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 1—383.
Hertwig R. (1928). Trattato di Zoologia. Vallardi, Milan.
Heslop-Harrison Y. (1978). Carnivorous plants. Sci. Am. **238**(**2**), 104—115.
Heywood V. H. (1978). Flowering Plants of the World. Oxford University Press, Oxford.
Ho M.-W. (1984). Environment and heredity in development and evolution. In: Beyond Neo-Darwinism (Eds. M.-W. Ho and P. T. Saunders). Academic Press, London, pp. 267—289.
Ho M.-W., Saunders P. T. (1984). Pluralism and convergence in evolutionary theory. In: Beyond Neo-Darwinism (Eds. M.-W. Ho and P. T. Saunders), Academic Press, London, pp. 3—12.
Holmes S. (1979). Henderson's Dictionary of Biological Terms. 9th edn. Longman, London, New York, pp. 1—510.
Hooper M. L., Subak-Sharpe J. H. (1981). Metabolic cooperation between cells. Int. Rev. Cytol. **69**, 45—104.
Horne R. W. (1979). The formation of virus crystalline and paracrystalline arrays for electron microscopy and image analysis. In: Advances in Virus Research (Eds. M. A. Lauffer et al.), Vol. 24, Academic Press, New York, pp. 173—221.
Horridge G. A. (1968). Interneurons. W. H. Freeman, New York.
Hörstadius S. (1935). Über die Determination im Verlaufe der Eiachse bei Seeigeln. Pubbl. Stn. Zool. Napoli (formerly Mitteilungen a. d.) **14**, 251—479.
Hörstadius S. (1936). Weitere Studien über die Determination im Verlaufe der Eiachse bei Seeigeln. Arch. Entwicklungsmechanik (Roux's) **135**, 40—68.
Houlevigue L. (1931). La Matiere, sa Vie et ses Transformations. Armand Collin, Paris.

Huxley J. (1942). Evolution. The Modern Synthesis. George Allen & Unwin, London.
Ikawa Y., Ross J., Leder P. (1974). An association between globin messenger RNA and 60S RNA derived from Friend leukaemia virus. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **71**, 1154—1158.
Imms A. D. (1970). A General Textbook of Entomology. Methuen, London/ E. P. Dutton, New York.
Inoué S., Okazaki K. (1977). Biocrystals. Sci. Am. **236**(4), 83—92.
Ito Y., Griffin B. E. (1984). Genetic map of polyoma virus. In: Genetic Maps 1984 (Ed. S. J. O'Brien), Vol. 3. Cold Spring Harbor Laboratory, New York, pp. 66—76.
Jacob F., Monod J. (1961a). Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. J. Mol. Biol. 3, 318—356.
Jacob F., Monod J. (1961b). On the regulation of gene activity. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **26**, 193—211.
Jacq C., Miller J. R., Brownlee G. G. (1977). A preudogene structure in 5S DNA of *Xenopus laevis*. Cell **12**, 109—120.
Jacquier A., Dujon B. (1985). An intron-encoded protein is active in a gene conversion process that spreads and intron into a mitochondrial gene. Cell **41**, 383—394.
Jaffe L. F. (1970). On the centripetal course of the *Fucus* egg, and self-electrophoresis. In: 28th Symposium of the Society for Developmental Biology. Academic Press, New York, pp. 83—111.
Janvier Ph. (1984). Cladistics: theory, purpose, and evolutionary implications. In: Evolutionary Theory: Paths into the Future (Ed. J. W. Pollard). John Wiley and Sons, New York, pp. 39—75.
Jaworska H., Lima-de-Faria A. (1973). Amplification of ribosomal DNA in *Acheta*. VII. Transfer of DNA—RNA assemblies from the nucleus to the cytoplasm. Hereditas **74**, 187—204.
Jeans J. (1933). El Misterioso Universo (Spanish translation). Editorial Poblet, Madrid, Buenos Aires, pp. 1—222.
Jeffery W. R. (1984). Spatial distribution of messenger RNA in the cytoskeletal framework of ascidian eggs. Dev. Biol. **103**, 482—492.
Jeffery W. R. (1985). The location of maternal mRNA in eggs and embryos. BioEssays **1**(5), 196—199.
Johansson I., Rendel J. (1963). Ärftlighet och husdjursförädling. LTs Förlag, Stockholm.
Jukes T. H. (1980). Silent nucleotide substitutions and the molecular evolutionary clock. Science **210**, 973—978.
Jukes T. H. (1983). Evolution of the amino acid code: inferences from mitochondrial codes. J. Mol. Evol. **19**, 219—225.
Jukes T. H., King J. L. (1979). Evolutionary nucleotide replacements in DNA. Nature **281**, 605—606.
Juneby H. B. (1977). Medicinsk Orthandbok, Del 1. AB Reformförlaget, Malmö.
Kawamura T. (1939). Artificial parthenogenesis in the frog II. The sex of parthenogenetic frogs. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B **1**, 7—39.
Kayser H. (1943). Harmonia Plantarum. B. Schwabe, Basle.
Kendrew R. E., Frankland B. (1976). Phytochrome and Plant Growth. Edward Arnold, London.
Kessel R. G., Kardon R. H. (1979). Tissues and Organs. A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy. W. H. Freeman, San Francisco.
Khoury G., Gruss P., Dhar R., Lai C.-J. (1979). Processing and expression of early SV40 mRNA: a role for RNA conformation in splicing. Cell **18**, 85—92.
Kimura M. (1979). The neutral theory of molecular evolution. Sci. Am. **241**(5), 94—104.

Kimura M. (1983). The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1—367.
King M. C., Wilson A. C. (1975). Evolution at two levels in humans and chimpanzees. Science. **188**, 107—116.
Kleinschmidt A. K. (1969). Chromosomes of viruses. In: Handbook of Molecular Cytology (Ed. A. Lima-de-Faria). North-Holland, Amsterdam, pp. 91—125.
Knight C., Knight N. (1973). Snow crystals. Sci. Am. **228(1)**, 100—107.
Kolata G. (1986). What does it mean to be random? Science **231**, 1068—1070.
Konner M. (1986). The riddle of the smile. The Sciences, Sept./Oct., 4—6.
Kornberg A. (1980). DNA Replication. W. H. Freeman, San Francisco, pp. 1—724.
Kroeger H., Müller G. (1973). Control of puffing activity in three chromosomal segments of explanted salivary gland cells of *Chironomus thummi* by variation in extracellular Na^+, K^+ and Mg^{2+}. Exp. Cell Res. **82**, 89—94.
Kropotkin P. (1924). Ethics. Origin and Development. George G. Harrap, London, pp. 1—338.
Kullenberg B. (1961). Studies in ophrys pollination. Zoologiska Bidrag från Uppsala, **34**, 1—340.
Küppers B.-O. (1983). Molecular Theory of Evolution. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 1—321.
Lagercrantz H., Slotkin A. (1986). The «stress» of being born. Sci. Am. 254(4), 92—102.
Lamarck J. (1809). Philosophie Zoologique. Schleicher Frères, Paris.
Landsmann J., Dennis E. S., Higgins T. J. V., Appleby C. A., Kortt A. A., Peacock W. J. (1986). Common evolutionary origin of legume and nonlegume plant haemoglobins. Nature **324**, 166—168.
Lang A. (1965). A physiology of flower initiation. Encycl. Plant Physiol. **15(1)**, 1380—1536.
Lapp R. E. (1965). Matter. Time-Life International, Amsterdam.
Laskey R. A., Honda B. M., Mills A. D., Finch J. T. (1978). Nucleosomes are assembled by an acidic protein which binds histones and transfers them to DNA. Nature **275**, 416—420.
Leduc S. (1911). The Mechanism of Life. Rebman, London.
Lehninger A. L. (1975). Biochemistry. Worth, New York, pp. 1—1104.
Leppik E. E. (1977). The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect — flower interaction. In: The Biology and Chemistry of the Compositae, Vol. 1 (Eds. V. H. Heywood, J. B. Harborne and B. L. Turner). Academic Press, New York, pp. 61—89.
Leuthold W. (1984). The graceful gerenuk. In: The Encyclopaedia of Mammals, Vol. 2 (Ed. D. Macdonald). George Allen and Unwin, London/Sydney, pp. 582—583.
Lewin R. (1974). Gene Expression. Vol. 1. Bacterial Genomes. John Wiley and Sons, London, pp. 1—642.
Lewin R. (1981). Do jumping genes make evolutionary leaps? Science **213**, 634—636.
Lewis H. (1973). The origin of diploid neospecies in *Clarkia*. Am. Nat. **107**, 161—170.
Lewis J. A., Davide J. P., Melera P. W. (1982). Selective amplification of polymorphic dihydrofolate reductase gene loci in Chinese hamster lung cells. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **79**, 6961—6965.
Lewontin R. C. (1982). Adaptation. In: The Fossil Record and Evolution, Scientific American Library. W. H. Freeman, New York, pp. 17—27.
Lezzi M. (1967). Spezifische Aktivitätssteigerung eines Balbianiringes durch Mg^{2+} in isolierten Zellkernen von *Chironomus*. Chromosoma **21**, 109—122.

Lima-de-Faria A. (1954). Chromosome gradient and chromosome field in *Agapanthus*. Chromosoma **6**, 330—370.
Lima-de-Faria A. (1956). The role of the kinetochore in chromosome organization. Hereditas **42**, 85—160.
Lima-de-Faria A. (1958). Recent advances in the study of the Kinetochore. Int. Rev. Cytology **7**, 123—157.
Lima-de-Faria A. (1969). DNA replication and gene amplification in heterochromatin. In: Handbook of Molecular Cytology (Ed. A. Lima-de-Faria). North-Holland, Amsterdam, pp. 277—325.
Lima-de-Faria A. (1971). Livet har ingen början. In: Vi och De (Eds. G. Ehrensvärd and J. O. Stenflo). Aldus/Bonniers, Stockholm, pp. 64—67.
Lima-de-Faria A. (1973). Equations defining the position of ribosomal cistrons in the eukaryotic chromosome. Nature New Biol. **241**, 136—139.
Lima-de-Faria A. (1974a). The molecular organization of the chromomeres of *Acheta* involved in ribosomal DNA amplification. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **38**, 559—571.
Lima-de-Faria A. (1974b). Amplification of ribosomal DNA in *Acheta*. IX. The isolated ribosomal DNA—RNA complex studied in the scanning electron microscope. Hereditas 78, 255—264.
Lima-de-Faria A. (1980a). Classification of genes, rearrangements and chromosomes according to the chromosome field. Hereditas 93, 1—46.
Lima-de-Faria A. (1980b). How to produce a human with 3 chromosomes and 1000 primary genes. Hereditas **93**, 47—73.
Lima-de-Faria A. (1983). Molecular Evolution and Organization of the Chromosome. Elsevier, Amsterdam, New York, Oxford, pp. 1—1186.
Lima-de-Faria A., Arnason U., Widegren B., Essen-Möller J., Isaksson M., Olsson E., Jaworska H. (1984). Conservation of repetitive DNA sequences in deer species studied by Southern blot transfer. J. Mol. Evol. **20**, 17—24.
Lima-de-Faria A., Arnason U., Widegren B., Isaksson M., Essen-Möller J., Jaworska H. (1986). DNA cloning and hybridization in deer species supporting the chromosome field theory. BioSystems **19**, 185—212.
Lima-de-Faria A., Eriksson T., Kjellén L. (1977). Fusion of human cells with *Haplopappus* protoplasts by means of Sendai virus. Hereditas **87**, 57—66.
Lima-de-Faria A., Hiraoka T., Jarl C., Bornman C. H., Jaworska H., Isaksson M. (1983). Fusion of bull and human sperm with *Nicotiana* protoplasts. Hereditas **99**, 191—201.
Lima-de-Faria A., Nilsson B., Cave D., Puga A.. Jaworska H. (1968). Tritium labelling and cytochemistry of extra DNA in *Acheta*. Chromosoma **25**, 1—20.
Lima-de-Faria A., Ohlsson E., Isaksson E., Isaksson M. (1985). Chromosome divisions and nuclear fusion in cell hybrids *Homo — Haplopappus*. Mem. Acad. Cienc. Lisb. Cl. Cienc. **26**, 235—244.
Lima-de-Faria J. (1978). Rules governing the layer organization of inorganic crystal structures. Zeitschr. Kristallogr. **148**, 1—5.
Lima-de-Faria J. (1983). Proper layer description and standard representation of inorganic layered structure types. Acta Crystallogr. 39, 317—323.
Lindauer M. (1967). Communication Among Social Bees. Harvard University Press. Cambridge MA.
Lodge O. (1883). The ether and its functions. Nature **28**, 304—330.
Loeb J. (1912). La Conception Mécanique de La Vie. Librairie Félix Alcan, Paris.
Loewy A. G., Siekewitz P. (1970). Cell Structure and Function, 2nd edn. Holt, Rinehart and Winston, London, pp. 1—516.
Lund E. J. (1947). Electrical control of organic polarity of the egg of *Fucus*. Bot. Gas. **76**, 288—301.
Lundegårdh H. (1960). Stenar Färg. Almqvist and Wiksell, Stockholm.

Luria S. E., Darnell J. E. (1967). General Virology. John Wiley and Sons. New York.

Lüscher M. (1961). Air-conditioned termite nests. Sci. Am. **205(1)**, **138—145**.

Luther W., Fiedler R. (1976). Meditteranean Sea Shore. Collins, London.

Macdonald D. (1984). The Encyclopaedia of Mammals, Vols. 1 and 2. George Allen and Unwin, London, Sydney.

Macreadie I. G., Scott R. M., Zinn A. R., Butow R. A. (1985). Transposition of an intron in yeast mitochondria requires a protein encoded by that intron. Cell **41**. 395—402.

Maddox J. (1986). Towards understanding snowflakes. Nature **321**, **645**.

Malva C., Graziani F., Boncinelli E., Polito L., Ritossa F. (1972). Check of gene number during the process of rDNA magnification. Nature New Biol. **239**, 135—137.

Mandoli D. F., Briggs W. R. (1982). Optical properties of etiolated plant tissues. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **79**, 2902—2906.

Margon B. (1983). The origin of the cosmic X-ray background. Sci. Am. **248**, 94—104.

Margulis L. (1970). Origin of Eukaryotic Cells. Yale University Press, New Haven. pp. **1—349**.

Margulis L. (1971). Symbiosis and evolution. Sci. Am. **225(2)**, 48—57.

Margulis L. (1981). Symbiosis in Cell Evolution. W. H. Freeman, San Francisco, pp. 1—419.

Margulis L., Schwartz K. V. (1982). Five Kingdoms. W. H. Freeman, San Francisco, pp. 1—338.

Marmé D., Dieter P. (1983). Role of Ca^{2+} and calmodulin in plants. In: Calcium and Cell Function (Ed. W. Y. Cheung), Vol. IV. Academic Press, New York, pp. 264—310.

Marmur J., Rownd R., Schildkraut C. L. (1963). Denaturation and renaturation of DNA. Prog. Nucleic Acid Res. **1**, 232—300.

Marrack P., Kappler J. (1986). The T cell and its receptor. Sci. Am. **254(2)**, 28—37.

Martinet J. (1934). Précis de Chimie. G. Doin, Paris.

Masaki S. (1984). Unity and diversity in insect photoperiodism. In: Photoperiodic Regulation of Isect and Molluscan Hormones, Ciba Foundation Symposium 104. Pitman, London, pp. 7—25.

Mason S. (1984). The left hand of nature. New Sci. **1393**, 10—14.

Mason S. F. (1987). Universal dissymmetry and the origin of biomolecular chirality. BioSystems **20**, 27—35.

Matthews L. H., Carington R. (1972). Världens Djurliv. Reader's Digest, Stockholm.

Matthews R. W., Matthews J. R. (1978). Insect Behavior John Wiley and Sons, New York, pp. 1—507.

Matthey R. (1973). The chromosome formulae of eutherian mammals. In: Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution (Eds. A. B. Chiarelli and E. Capanna). Academic Press, London, pp. 531—616.

Mayr E. (1942). Systematics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York.

Mayr E. (1982). Evolution. In: The Fossil Record and Evolution. Readings from Scientific American. W. H. Freeman, San Francisco.

McClintock B. (1984). The significance of responses of the genome to challenge. Science **226**, **792—801**.

McFarland D. (1981). The Oxford Companion to Animal Behaviour (Ed. D. McFarland). Oxford University Press, Oxford, New York, pp. 1—657.

McMenamin M. A. S. (1987). The emergence of animals. Sci. Am. **256(4)**, 84—92.

Medenbach O., Sussieck-Fornefeld C. (1983). Minerais (Translation of: Mineralien. Mosaik Verlag. Munich, 1982). Ed. Publica, Lisbon.

Melius P., Sheng J. Y.-P. (1975). Thermal condensation of a six amino acids. Bioorg. Chem. 4, 385—391.
Metzner H. (1973). Biochemie der Pflanzen. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, pp. 1—376.
Michael R. P., Keverne E. B., Bonsall R. W. (1971). Pheromones: isolation of male sex attractants from a female primate. Science 172, 964—966.
Michael R. P., Bonsall R. W., Warner P. (1974). Human vaginal secretions: volatile acid content. Science 186, 1217—1219.
Miller O. L. Jr., Beatty B. R. (1969). Nucleolar structure and function. In: Handbook of Molecular cytology (Ed. A. Lima-de-Faria). North-Holland, Amsterdam, pp. 605—619.
Miller O. L., Hamkalo B. A. (1972). Visualization of RNA synthesis on chromosomes. Int. Rev. Cytol. 33, 1—25.
Miller S., Orgel L. E. (1974). The Origins of Life on Earth. Prentice-Hall. Englewood Cliffs NJ.
Mindich L., Bamford D., McGraw T., Mackenzie G. (1982). Assembly of bacteriophage PRD1: particle formation with wild-type and mutant viruses. J. Virol. 44(3), 1021—1030.
Ming W. (1986). Imperial Tombs of the Ming Dynasty (Ed. Z. Rong). The People's Fine Arts Publishing House, China.
Mitscherlich E. (1819). Über die Kristallisation der Salze, in denen das Metall der Basis mit zwei Proportionen Sauerstoff verbunden ist. Abh. K. Akad. Wiss. Berlin (1818—1819), 427—437.
Monod J. (1970). Le Hasard et la Nécessité. Editions du Seuil, Paris, pp. 1—197.
Morgan Th. H. (1934). Embryology and Genetics. Columbia University Press, New York.
Morgan W. F., Bodycote J., Fero M. L., Hahn P. J., Kapp L. N., Pantelias G. E., Painter R. B. (1986). A cytogenetic investigation of DNA rereplication after hydroxyurea treatment: implications for gene amplification. Chromosoma 93, 191—196.
Morowitz H. J. (1968). Energy Flow in Biology. Academic Press, New York.
Morreale S. J. (1982). Temperature-dependent sex determination: current practices threaten conservation of sea turtles. Science 216, 1245—1247.
Morris H. R., Taylor G. W., Masento M. S., Jermyn K. A., Kay R. R. (1987). Chemical structure of the morphogen differentiation inducing factor from *Dictyostelium discoideum*. Nature 328, 811—814.
Moscona A. A. (1959). Tissues from dissociated cells. Sci. Am. 200(5), 132—144.
Moscona A. A., Hausman R. E. (1977). Biological and biochemical studies on embryonic cell — cell recognition. In: Cell and Tissue Interactions (Eds. J. W. Lash and M. M. Burger). Raven Press, New York, pp. 173—185.
Mossberg B., Nilsson S. (1977). Nordens orkidéer. J. W. Cappelens Förlag, Oslo, pp. 1—128.
Muller H. J., Herskowitz I. H. (1954). Concerning the healing of chromosome ends produced by brekage in *Drosophila melanogaster*. Am. Nat. 88, 177—208.
Müller W. E. G., Müller I., Kurelec B., Zahn R. K. (1976). Species-specific aggregation factor in sponges. IV. Inactivation of the aggregation factor by mucoid cells from another species. Exp. Cell Res. 98, 31—40.
Müller-Schwarze D. (1971). Pheromones in black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). Anim. Behav. 19, 141—152.
Mulvey J. (1979). The new frontier of particle physics. Nature 278, 403—409.
Nachtigall W., Kage M. P. (1980). Faszination des Lebendigen. Herder, Freiburg, Basle, Vienna.
Nachtrieb N. H. (1982). Surface tension. In: McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology, Vol. 13, 5th edn. McGraw-Hill, New York, pp. 386—387.

Nagl W. (1973). The angiosparm suspensor and the mammalian trophoblast: organs with similar cell structure and function? Soc. Bot. Fr. Mém. Coll. Morphol. 1973, 289—302.

Nagl W. (1986). Molecular phylogeny. In: Patterns and Processes in the History of Life (Eds. D. M. Raup and D. Jablonski), Dahlem Konferenzen 1986. Springer-Verlag, Berlin, pp. 223—232.

Napier J. R., Napier P. H. (1985). The Natural History of the Primates. British Museum (Natural History), London, pp. 1—200.

Needham A. E. (1965). The Uniqueness of Biological Materials. Pergamon Press, Oxford, pp. 1—593.

Needham J. (1950). Biochemistry and Morphogenesis. Cambridge University Press, Cambridge.

Nelson D. F. (1981). Piezoelectric effect. In: Encyclopedia of Physics (Eds. R. G. Lerner and G. L. Trigg). Addison-Wesley, Reading MA, pp. 752—753.

Nelson D. R. (1986). Quasicrystals. Sci. Am. **255(2)**, 33—41.

Neville A. C. (1976). Animal Asymmetry. The Intitute of Biology's Studies in Biology No. 67. Edward Arnold, London, pp. 1—60.

Nicolis G., Prigogine I. (1977). Self-Organization in Nonequilibrium Systems. John Wiley and Sons, New York. pp. 1—491.

Nierhaus K. H. (1979). Analysis of the assemoly and function of the 50S subunit from *Escherichia coli* ribisomes by reconstitution. In: Ribosomes: Structure, Function, and Genetics (Eds. G. Chambliss, G. R. Craven, J. Davies, K. Davis, L. Kahan and M. Nomura). University Park Press, Baltimore, pp. 267—299.

Nittman J., Daccord G., Stanley H. E. (1985). Fractal growth of viscous fingers: quantitative characterization of a fluid instability phenomenon. Nature 314, 141—144.

Nittmann J., Stanley H. E. (1986). Tip splitting without interfacial tension and dendritic growth patterns arising from molecular anisotropy. Nature **321**, 663—668.

Nitzelius T., Vedel H. (1966). Skogens Träg och Buskar i Färg. Almqvist och Wiksell, Stockholm.

Nomura M. (1973). Assembly of bacterial ribosomes. Science **179**, 864—873.

Nemura M. (1977). Some remarks on recent studies on the assembly of ribosomes. In: Nucleic Acid — Protein Recognition (Ed. H. J. Vogel). Academic Press, New York, pp. 443—467.

Nover L., Hellmund D., Neumann D., Scharf K.-D., Serfling E. (1984). The head shock response of eukaryotic cells. Biol. Zbl. **103**, 357—435.

Novick R. P. (1980). Plasmids. Sci. Am. **243(6)**, 76—90.

Nuccitelli R., Erickson C. A. (1983). Embryonic cell motility can be guided by physiological electric fields. Exp. Cell Res. **147**, 195—201.

Nunberg J. H., Kaufman R. J., Chang A. C. Y., Cohen S. N., Schimke R. T. (1980). Structure and genomic organization of the mouse dihydrofolate reductase gene. Cell **19**, 355—364.

Ohno S. (1970). Evolution by Gene Duplication. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1—160.

Ohno S., Nagai Y., Ciccarese S. (1978). Testicular cells lysostripped of H-Y antigen organize ovarian follicle-like aggregates. Cytogenet. Cell Genet. **20**, 351—364.

Oparin A. I. (1961). Life, its Nature, Origin and Development. Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 1—207.

Orgel L. E., Crick F. C. H. (1980). Selfish DNA: the ultimate parasite. Nature **284**, 604—607.

Ospovat D. (1981). Analogy/Homology. In: Dictionary of the History of Science (Eds. W. F. Bynum, E. J. Browne and R. Porter). Macmillan, London, p. 13.

Oudet P., Gross-Bellard M., Chambon P. (1975). Electron microscopic and biochemical evidence that chromatin structure is a repeating unit. Cell **4**, 281—300.

Owen D. (1980). Camouflage and Mimicry. Oxford University Press, Oxford.

Pagels H. R. (1982). The Cosmic Code. Michael Joseph, London, pp. 1—370.

Pagels H. R. (1985). A cozy cosmology. The Sciences Mar./Apr., 34—38.

Palmiter R. D., Brinster R. L., Hammer R. E., Trumbauer M. E., Rosenfeld M. G., Birnberg N. C., Evans R. M. (1982). Dramatic growth of mice that develop from eggs microinjected with metallothioneingrowth hormone fusion genes. Nature **300**, 611—615.

Papenfuss E. J. (1934). Reunition of pieces in *Hydra*, with special reference to the role of the three layers and to the fate of differentiated parts. Biol. Bull. **67**, 223—243.

Pardue M. L., Hsu T. C. (1975). Locations of 18S and 28S ribosomal genes on the chromosomes of the Indian muntjac. J. Cell Biol. **64**, 251—254.

Parker G. (1986). The World, An Illustrated History. Times Books, London.

Pauling L. (1947). General Chemistry. W. H. Freeman, San Francisco, pp. 1—618.

Pauling L., Corey R. B. (1953). Compound helical configurations of polypeptide chains: structure of proteins of the α-keratin type. Nature **171**, 59—61.

Pays E., Guyaux M., Aerts D.. Van Meirvenne N., Steinert M. (1985). Telomeric reciprocal recombination as a possible mechanism for antigenic variation in trypanosomes. Nature **316**, 562—564.

Perkin W. H., Kipping F. S. (1932). Organic Chemistry. Lippincott, Philadelphia.

Perkowska E., MacGregor H. C., Birnstiel M. L. (1968). Gene amplification in the oocyte nucleus of mutant and wild-type *Xenopus Laevis*. Nature **217**, 649—650.

Perlman D.. Rownd R. (1975). Transition of R factor NRI in *Proteus mirabilis*: molecular structure and replication of NRI deoxyribonucleic acid. J. Bacteriol. **123**, 1013—1034.

Perrier R. (1936). Cours Élémentaire de Zoologie. Libraires de l'Académie de Médecine, Paris, pp. 1—871.

Perrins C. (1976). Birg Life. An Introduction to the World of Birds. Elsevier Publ. Projects, Lausanne.

Peters R. H. (1976). Tautology in evolution and ecology. Am. Nat. **110**, 1—12.

Pierantoni U. (1944). Tratado de Zoologia (Spanish edn.). Editorial Labor, Barcelona, Madrid.

Pollard J. W. (1984). Is Weismann's barrier absolute? In: Beyond Neo-Darwinism (Eds. M.-W. Ho and P. T. Saunders). Academic Press, New York, pp. 291—314.

Popper K. R. (1976). Darwinism as a metaphysical research programme. In: Unended Quest: An Intellectual Autobiography. Fontana, London. pp. 167—180.

Porzig W. (1963). Schneekristalle. Zeiss Inf. **47**. 28—29.

Press F., Siever R. (1982). Earth, 3rd edn. W. H. Freeman, New York.

Proudfood N. J., Gil A., Maniatis T. (1982). The structure of the human zeta-globin gene and a closely linked, nearly identical pseudogene. Cell **31**, 553—563.

Purvis O. N. (1934). An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter cereals and its relation to the effect of length of day. Ann. Bot. **48**, 919—955.

Purvis O. N. (1961). The physiological analysis of vernalization. Encycl. Plant Physiol. **16**. 76—122.

Radl E. (1930). History of Biological Theories. Oxford University Press, Oxford.

Rao P. N., Johnson R. T. (1971). Mammalian cell fusion. IV. Regulation of

chromosome formation from interphase nuclei by various chemical compounds. J. Cell Physiol. 78, 217—224.

Raup D. M. (1966). Geometric analysis of shell coiling, general problems. J. Paleontol. 40, 1178—1190.

Raven P., Gregory D. (1972). A revesion of the genus Gaura (Onagracea) Mem. Torrey Bot. Club 23, 1—96.

Reichholf J. (1984). Mamiferos (Translation of: Säugetiere. Mosailk Verlag, Munich, 1982). Circulo de Leitores, Lisbon.

Reinders W. (1911). Studien über die Photohaloide. III. Die Absorption von Farbstoffen. Eiweisskörpern und andern organischen Verbindungen in kristallisiertem Silberchlorid. Zeitschr. Phys. Chem. 77, 677—699.

Rhoades M. M. (1952). Preferential segregation in maize. In: Heterosis (Ed. J. W. Gowen). Iowa State College Press, Ames IA, pp. 66—80.

Rhoades M. M., Dempsey E., Ghidoni A. (1967). Chromosome elimination in maize induced by supernumerary B chromosomes. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 57, 1626—1632.

Rich A. (1965). Evolutionary problems in the synthesis of proteins. In: Evolving Genes and Proteins (Eds. V. Bryson and H. J. Vogel). Academic Press, New York, pp. 453—468.

Riedl R. (1978). Order in Living Organisms (Translated by R. P. S. Jefferies). John Wiley and Sons, Chichester, New York. pp. 1—313.

Rieger R., Michaelis A., Green M. M. (1968). A Glossary of Genetics and Cytogenetics. Classical and Molecular. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1—507.

Ringertz N. R., Savage R. E. (1976). Cell Hybrids. Academic Press, New York, pp. 1—366.

Rinne F. (1922). Das Feinbauliche Wesen der Materie nach dem Vorbilde der Kristalle, 3rd edn. Verlag von Gebrüder Borntraeger. Berlin, pp. 1—162.

Rinne F. (1928). La Science des Roches, 3rd edn. J. Lamarre, Paris.

Ritossa F., Malva C., Boncinelli E., Graziani F., Polito L. (1971). The first steps of magnification of DNA complementary to ribosomal RNA in *Drosophila melanogaster*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 68, 1580—1584.

Roberts L. (1988). Academy backs genome project. Science 239, 725—726.

Robson G. C., Richards O. W. (1936). The Variation of Animals in Nature. Longmans/Green, London.

Rogers J. (1985). Exon shuffling and intron insertion in serine proteagenes. Nature 315, 458—459.

Röhl R., Nierhaus K. N. (1982). Assembly map of the large subunit (50S) of Escherichia coli ribosomes. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 79, 729—733.

Romer A. S., Parsons T. S. (1978). The Vertebrate Body, Shorter Version, 5th edn. W. B. Saunders, Philadelphia, pp. 1—476.

Roose M. L., Gottlieb L. D. (1976). Genetic and biochemical consequences polyploidy in *Tragopogon*. Evolution 30, 818—830.

Rosensweig R. E. (1982). Magnetic fluids. Sci. Am. 247, 124—133.

Rothen F., Pieranski P. (1986). Les cristaux colloidaux. La Recherche 17, 312—321.

Rothman J. E. (1985). Compartmental organization of the golgi apparatus. Sci. Am. 253(3), 84—95.

Rownd R. H., Miki T., Appelbaum E. R., Miller J. R., Finkelstein M., Barton C. R. (1978). Dissociation, amplification and reassociation of composite R-plasmid DNA. In: Microbiology 1978. American Society of Microbiologists. Washington DC, pp. 31—37.

Rubin G. M., Spradling A. C. (1982). Genetic transformation of *Drosophila* with transposable element vectors. Science 218, 348—353.

Russell-Hunter W. D. (1979). A Life of Invertebrates. Macmillan, New York, pp. 1—650.

Saunders D. S. (1984). Introduction: the links between «wet» and «dry» phy-

siology. In: Photoperiodic Regulation of Insect and Molluscan Hormones. Ciba Foundation Symposium 104. Pitman, London, pp. 2—6.
Savage R. J. G., Long M. R. (1986). Mammal Evolution. An Illustrated Guide. British Museum (Natural History). London.
Schäffer C. (1942). Curso y Practicas de Biologia. Editorial Labor, Barcelona.
Schatten G., Schatten H. (1983). The Energetic Egg. The Sciences Sept./Oct., 28—34.
Scheller R. H.. Axel R. (1984). How genes control an innate behavior. Sci. Am. **250**(3), 44—52.
Schimke R. T. (1984). Gene amplification in cultured animal cells. Cell 37, 705—713.
Schmalhausen I. I. (1949). Factors of Evolution. The Theory of Stabilizing Selection. Blakiston, Philadelphia.
Schmidtke J., Zenzes M. T., Dittes H., Engel W. (1975). Regulation of cell size in fish of tetraploid origin. Nature **254**, 426—427.
Schnapf J. L., Baylor D. A. (1987). How photoreceptor cells respond to light. Sci. Am. **256**(4), 32—39.
Schneider D. (1969). Insect olfaction: deciphering system for chemical messages. Science 163, 1031—1037.
Schoffeniels E. (1969). Uptake mechanism of the cell, active transport. In: Handbook of Molecular Cytology (Ed. A. Lima-de-Faria). North-Holland Publishing Co., Amsterdam, London, pp. 1320—1345.
Schoffeniels E. (1976). Anti-Chance. Pergamon Press, Oxford, New York.
Schrodinger E. (1944). What is Life? The Physical Aspect of the Living Cell. Cambridge University Press, London, p. 91.
Schultz S. R., Jensen W. A. (1968). *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote. and young embryo. Am. J. Bot. **55**, 807—819.
Schwartz R. M.. Dayhoff M. O. (1978). Origin of prokaryotes, mitochondria, and chloroplasts. Science **199**, 395—403.
Seecof R. L., Dewhurst S. (1974). Insulin is a *Drosophila* hormane and acts to enhance the differentiation of embryonic *Drosophila* cells. Cell Differentiation 3, 63—70.
Segré E. (1976). From X-rays to Quarks. W. H. Freeman, San Francisco.
Shapiro J. A., Cordell B. (1982). Eukaryotic mobile and repeated genetic elements. Biol. Cell **43**, 31—54.
Sharon N. (1980). Carbohydrates. Sci. Am. **243**(5), 80—97.
Shepard J. F. (1982). The regeneration of potato plants form leaf-cell protoplasts. Sci. Am. **246**(5), 112—121.
Shepherd W. (1939). Science Marches On. Harrap, London.
Sheterline P. (1983). Mechanisms of Cell Motility: Molecular Aspects of Contractility. Academic Press, London. New York.
Shinbrot M. (1987). Things fall apart. No one doubts the second law, but no one's proved it — yet. The Sciences May/June, 32—38.
Sibley C. G., Ahlquist J. E. (1986). Reconstructing bird phylogeny by comparing DNAs. Sci. Am. **254**(2), 68—78.
Siegelman H. W., Chapman D. J., Cole W. J. (1968). Porphyrins and Related Compounds (Ed. T. W. Goodwin). Academic Press, London.
Simpson G. G. (1944). Tempo and Mode in Evolution. Columbia University Press, New York, pp. 1—237.
Simpson G. G. (1949). The Meaning of Evolution. Yale University Press, New Haven, pp. 1—364.
Simpson G. G. (1953). The Major Features of Evolution. Columbia University Press, New York.
Simpson G. G. (1980). Splendid Isolation. Yale University Press, New Haven, London, pp. 1—266.
Simpson G. G., Beck W. S. (1965). Life. 2nd edn. Harcourt, Brace and World, New York.

Sinnott E. W., Dunn L. C. (1939). Principles of Genetics, 3rd edn. McGraw-Hill, New York, London, pp. 1—408.
Skoog F., Armstrogn D. J. (1970). Cytokinins. Annu. Rev. Plant Physiol. **21**, 359—384.
Smith H. (1975). Phytochrome and Photomorphogenesis. McGraw-Hill, Maidenhead.
Smith K. M., Ritchie D. A. (1980). Introduction to Virology. Chapman and Hill. London.
Soll D. (1987). Probing gene action during development. Science **236**, 29—30.
Sparrow A. H., Price H. J., Underbrink A. G. (1972). A servey of DNA content per cell and per chromosome of prokaryotic and eukaryotic organisms: some evolutionary considerations. In: Evolution of Genetic Systems, Brookhaven Symposia in Biology, No. 23 (Ed. H. H. Smith). Gordon and Breach, New York, pp. 451—494.
Spirin A. S. (1986). Ribosome Structure and Protein Biosynthesis. Benjamin/Cummings Advanced Book Program, Menlo Park CA, pp. 1—414.
Spronsen J. W. van (1969). The Periodic System of Chemical Elements: a History of the First Hundred Years. Elsevier, Amsterdam.
Stacey P. B., Koenig W. D. (1984). Cooperative breeding in the acorn woodpecker. Sci. Am. **251** (2), 100—107.
Staehelin L. A., Hull B. E. (1978). Junctions between living cells. Sci. Am. **238** (5), 141—152.
Ståhle U., Lima-de-Faria A., Ghatnekar R., Jaworska H., Manley M. (1975). Satellite DNA, localization of ribosomal cistrons and heterochromatin in *Haplopappus gracilis*. Hereditas **79**, 21—28.
Stålfelt M. G. (1960). Växtekologi. Svenska Bokförlaget, Norstedts, Stockholm, p. 267.
Stark B. C., Kole R., Bowman E. J., Altman S. (1978). Ribonuclease P: an enzyme with an essential RNA component. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **75**, 3717—3721.
Starr C. K. (1979). Origin and evolution of insect sociality: a review of modern theory. In: Social Insect, Vol. I (Ed. H. R. Hermann). Academic Press. New York, San Francisco, London, pp. 35—79.
Stebbins G. L. (1950). Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press, New York, pp. 1—643.
Stebbins G. L., Ayala F. J. (1981). Is a now evolutionary synthesis necessary? Science **213**, 967—971.
Stebbins G. L., Ayala F. J. (1985). The Evolution of Darwinism. Sci. Am. **253** (1), 54—64.
Steele E. J. (1979). Somatic Selection and Adaptive Evolution: on the Inheritance of Acquired Characters, 1st edn. William-Wallace International, Toronto.
Stern C. (1973). Principles of Human Genetics. W. H. Freeman. San Francisco, pp. 1—891.
Stevens P. S. (1981). Handbook of Regular Patterns. MIT Press, Cambridge, MA, London, pp. 1—400.
Stix H., Stix M., Abbott R. T. (1978). The Shell, Abrams, New York.
Stone W. S. (1962). The dominance of natural selection and the reality of superspecies (species groups) in the evolution of *Drosophila*. Univ. Texas Publ. **6205**, 507—538.
Strasburger E. (1924). Handbook of Practical Botany. G. Allen and Unwin. London.
Strasburger E. (1943). Tratado de Botanica. Marin, Barcelona.
Stroun M., Anker P., Maurice P., Gahan P. B. (1977). Circulating nucleic acids in higher organisms. Int. Rev. Cytol. **51**, 1—48.
Stryer L. (1981). Biochemistry, 2nd edn. W. H. Freeman, New York, pp. 1—949.

Stryer L. (1987). The molecules of visual excitation. Sci. Am. **257(1)**, 32—40.
Stubbe H. (1966). Genetic und Zytologie von *Antirrhinum* L. sect. *Antirrhinum.* G. Fisher, Jena.
Sturtevant A. H., Beadle G. W. (1940). An Introduction to Genetics. W. B. Saunders, Philadelphia, London, pp. 327—331.
Styles E. D. (1967). The metastable nature of paramutable R alleles in maize. III. Heritable changes in level of R action in heterozygotes carrying different paramutable R alleles. Genetic **55**, 411—422.
Styles E. D., Brink R. A. (1966). The metastable nature of paramutable R alleles in maize. I. Heritable enhancement in level of standard R^r action. Genetics **54**, 433—439.
Sussman M. (1964). Growth and Development, 2nd edn. Prentice-Hall, New York, pp. 1—116.
Suren R. M., Sanjur A., Fox S. W. (1985). Proteinoid microspheres more stable in hot than in cold water. BioSystems **17**, 275—280.
Tartof K. D. (1974). Unequal mitotic sister chromatid exchange as the mechanism of ribosomal RNA gene magnification. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **71**, 1272—1276.
Taylor G. R. (1983). The great Evolution Mystery. Secker and Warburg, London, pp. 1—277.
Temin H. M. (1976). The DNA provirus hypothesis. Science **192**, 1075—1080.
Temin H. M. (1982). Viruses, protoviruses, development, and evolution. J. Cell, Biochem. **19**. 105—118.
Temin H. M., Engels W. (1984). Movable genetic elements and evolution. In: Evolutionary Theory: Paths into the Future (Ed. J. W. Pollard). Wiley, London, pp. 173—201.
Thoday J. M. (1975). Non-Darwinian «evolution» and biological progress. Nature **255**, 675—677.
Thompson D. W. (1917). Growth and Form (2nd edn. 1952). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1—1116.
Tieghem P. V., Costantin J. (1918). Elements de Botanique, Vol. 1. Masson, Paris.
Timmis J. N., Ingle J. (1973). Environmentally induced changes in rRNA gene redundancy. Nature New Biol. **244**, 235—236.
Toates F. (1980). Animal Behaviour. A Systems Approach. John Wiley and Sons, Chichester.
Todd J. H. (1971). The chemical languages of fishes. Sci. Am. **224(5)**, 99—109.
Tonegawa S., Hozumi N., Matthyssens G., Schuller R. (1977). Somatic changes in the content and context of immunoglobulin genes. Gold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. **41**, 877—889.
Trinkhaus E., Howells W. W. (1982). The Neanderthals. In: The Fossil Record and Evolution, Readings from Scientific American. W. H. Freeman, San Francisco.
Varmus H. (1987). Reverse transcription. Sci. Am. **257(3)**. 48—54.
Vinces G. (1985). Master genes for building embryos. New Sci. **1438**, 30—34.
Viola V. E., Mathews G. J. (1987). Cosmic synthesis of lithium, beryllium and boron. Sci. Am. **256(5)**, 34—41.
Voltaire (1764). Philosophical Dictionary (English translation, 1972). Penguin Books, Harmondsworth.
Von Baer K. E. (1828). «Über Entwickelungsgeschichte der Thiere». Beobachtung und Reflexion, Königsberg.
Von Bayer H. C. (186). Physics Finds a Childhood. The Sciences Jul./Aug., 8—10.
Vrba E. S. (1984). Patterns in the fossil record and evolutionary processes. In: Beyond neo-Darwinism (Eds. M.-W. Ho and P. T. Saunders). Academic Press, London, pp. 115—142.

Waddington C. H. (1957). The Strategy of the Genes. Allen and Unwin. London.

Waker L. (1932). A quantitative study of the geotropism of seedlings with special reference to the nature and development of the statolith apparatus. Ann. Bot. **46**, 121—157.

Walcott C., Gould J. L., Kirschvink J. L. (1979). Pigeons have magnets. Science **205**, 1027—1028.

Wald G. (1954). The origin of life. Sci. Am. **191 (2)**, 44—53.

Wallace A. R. (1870). Contribution to the Theory of Natural Selection. Macmillan, London.

Wallace A. R. (1889). Darwinism. Macmillan, London.

Walsh C. (1979). Enzymatic reaction Mechanisms. W. H. Freeman, San Francisco, pp. 1—978.

Wang A. H.-J., Quigley G. J., Kolpak E. J., Crawford J. L., Van Boom J. H., Van der Marel G., Rich A. (1979). Molecular structure of a left-handed double helical DNA fragment at atomic resolution. Nature **282**, 680—686.

Ward E. J. (1973). The heterochromatic B chromosome of maize: the segments affecting recombination. Chromosoma **43**, 177—186.

Wareing P. F., Phillips I. D. J. (1978). The Control of Growth and Differentiation in Plants, 2nd edn. Pergamon Press. Oxford, pp. 1—347.

Warnke U. (1979). Information transmission by means of electrical biofields. In: Electromagnetic Bio-Information (Ed. F. A. Popp et al.), Urban and Schwarzenberg, Munich, Vienna. Baltimore, pp. 55—79.

Wase A. W., Jacobson L. O. (1957). Atomic Radiation. RCA Service Company, Camden NJ.

Washburn S. L. (1982). The evolution of man. In: The Fossil Record and Evolution, Readings from Scientific American. W. H. Freeman, San Francisco.

Weinberg S. (1977). The first Three Minutes. A Modern View of the Origin of the Universe. William Collins and Sons, Glasgow. pp. 1—190.

Weisbeek P. (1984). Genetic and restriction map of bacteriophage X174. In: Genetic Maps 1984 (Ed. S. J. O'Brien), Vol. 3. Cold Spring Harbor Laboratory, pp. 22—26.

Weismann A. (1893). The Germ-Plasm: A Theory of Heredity. Scott, London.

Weiss P. (1939). Principles of Development. Henry Holt. New York.

Went F. W. (1956). The role of environment in plant growth. Am. Sci. **44**, 378—398.

Westheimer F. H. (1986). Polyribonucleic acids as enzymes. Nature **319**, 534—536.

Wettstein R. (1944). Tratado de Botánica Sistemática. Editorial Labor, Barcelona, Madrid, pp. 1—1039.

Wheeler H. (1940). The Miracle of Life. Odhams, London.

White A., Handler P., Smith E. L. (1964). Principles of Biochemistry, 3rd edn. McGraw-Hill, New York/Kogakusha. Tokyo.

White M. J. D. (1973). Animal Cytology and Evolution. 3rd edn. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1—961.

Whyte L. L. (1965). Internal Factors in Evolution. Tavistock, London, pp. 1—81.

Wiberg U. H. (1983). Sex determination in the European cel (*Anguilla anguilla*, L.). Cytogenet. Cell Genet. **36**, 589—598.

Widom J., Baldwin R. L. (1980). Cation-induced toroidal condensation of DNA. J. Mol. Biol. **144**, 431—453.

Wiesner J. (1885). Elemente der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Hölder, Vienna.

Wigglesworth V. B. (1970). Insent Hormones. Oliver and Boyd. Edinburgh.

Wilkins M. B. (1975). The role of the root cap in root geotropism. Current Adv. Plant Sci. **6 (3)**, 317—328.

Wilson A. C. (1976). Gene regulation in evolution. In: Molecular Evolution (Ed. F. J. Ayala). Sinauer Associates, Sunderland MA.
Wilson E. B. (1925). The Cell in Development and Heredity, 3rd edn. MacMillan, New York, p. 1232.
Wilson E. O. (1980). Sociobiology. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge MA, London, pp. 1—366.
Wilson H. V. (1907). On some phenomena of coalescence and regeneration in sponges. J. Exp. Zool. 5, 245—258.
Wolffe A. P., Brown D. D. (1986). DNA replication in vitro erases a *Xenopus* 5S RNA gene transcription complex. Cell 47. 217—227.
Woltereck R. (1919). Variation and Artbildung. Analytische und Experimentelle Untersuchungen an Pelagischen Daphniden und anderen Cladoceran. I. Teil. Morphologische, Entwicklungsgeschichtliche und Physiologische Variation — Analyse. A. Francke, Bern.
Ycas M. (1969). The Biological Code. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, pp. 1—360.
Youvan D. C., Marrs B. L. (1987). Molecular mechanisms of photosynthesis. Sci. Am. 256(6), 42—48.
Yung E. (1920). Zoologie des Invertebres. Atar, Paris.
Zenzes M. T., Wolf U., Günther E., Engel W. (1978). Studies on the function of H-Y antigen: dissociation and reorganization experiments on rat gonadal tissue. Cytogenet. Cell Genet. 20, 365—372.
Zuckerkandl E., Pauling L. (1965). Evolutionary divergence and convergence proteins. In: Evolving Genes and Proteins (Ed. V. Bryson and H. J. Vogel). Academic Press, New York, pp. 97—166.

Предметный указатель

Указатель латинских названий

Оглавление